SUR LE PROCESSUS DE LA PLÉONISATION DU PÉRÉION DANS L'ORDRE DES BATHYNELLACEA (CRUSTACEA, MALACOSTRACA, PODOPHALLOCARIDA)

par

EUGÈNE SERBAN

Institut de Spéologie "Emile Racovitza", 8 rue Dr. Capsa, Bucarest, Roumanie

RÉSUMÉ

A la suite d'une nouvelle analyse du processus de la pléonisation du péréion (Serban, 1972), on arrive à la conclusion selon laquelle les remaniements présents au niveau des 3 derniers péréionites des Bathynellacés sont dus à la position différente des segments génitaux dans les deux sexes.

INTRODUCTION

A l'occasion des études sur les Bathynellacés (Serban, 1972), nous avons été contraints d'aborder la discussion de certains problèmes qui n'intéressent pas seulement la morphologie de ce groupe mais aussi celle généralisée dans la sousclasse des Malacostraca. Ceci a été nécessaire car les caractères originaux qui individualisent l'ordre des Bathynellacea soulèvent une foule de questions difficiles à résoudre si l'on tient compte de la structuration du faciès caridoïde (Calman, 1909) ou de celle du type ancestral des Malacostracés (Siewing, 1963).

Etant donné l'absence de la carapace, l'ordre des Bathynellacea a été rattaché au super-ordre des Syncarida (Calman, 1909); on a supposé que *Bathynella* est un "Syncaride dégénéré" (Calman, 1917), sa petite taille et sa spécialisation à la vie souterraine étant généralement impliquées dans les explications concernant les nombreux traits aberrants. Après la découverte des Stygocaridacés (Noodt, 1963) — Syncarides interstitiels qui, contrairement au *Bathynella*, conservent dans leur structure tous les attributs du super-ordre —, certains caractères généralisés dans l'ordre des Bathynellacea ont exigé une nouvelle interprétation. Les résultats obtenus par les recherches récentes ont conduit à la conclusion selon laquelle *Bathynella* est un Malacostracé à structure paradoxale, une forme archaïque "évadée" de la classique évolution caridoïde et "stylisée" d'une manière singulière (Serban, 1972). Cette définition métaphorique désire souligner l'existence dans la morphologie des Bathynellacés d'un grand nombre de caractères particuliers démontrant que l'évolution bathynelloïde n'est pas comparable à celle des autres Malacostracés. Afin de marquer cette structuration singulière — combinaison de traits caridoïdes et de traits originaux — nous l'avons dénommée "style structural bathynelloïde" (Serban, 1972); il s'agit donc d'un style constitutif qui appartient au faciès caridoïde et non d'un type nouveau. Ce style structural qui comprend un céphalon et un péréion à morphologie primaire, des péréiopodes ayant au maximum quatre articles endopodiaux, des péréiopodes VIII néoténiques dans les deux sexes, des péréiopodes VIII mâles assimilés à la fonction sexuelle et un développement postembryonnaire original prouve que l'ordre des Bathynellacea ne peut plus être groupé avec celui des Anaspidacea et des Stygocaridacea dans le super-ordre des Syncarida. Nous avons donc institué un super-ordre nouveau, celui des Podophallocarida (les péréiopodes VIII mâles sont toujours modifiés en pénis). Mais ce point de vue qui marque une séparation nette des Bathynellacea par rapport au super-ordre des Syncarides soulève une autre question importante: est-ce que les Bathynellacés ont eu autrefois des péréiopodes VIII bien développés?

En soutenant la néoténie des péréiopodes VIII (Serban, 1972), nous avons pris comme point de référence la morphologie du faciès caridoïde et le développement complet des derniers appendices péréiaux chez la plupart des Malacostracés; jusqu'à présent nous ne connaissons pas des Bathy-

nelles portant de semblables extrémités et par conséquent, l'opinion selon laquelle la structure ambulatoire des péréiopodes VIII aurait été présente autrefois ne reste qu'une hypothèse de travail. A cette "lacune" du style structural bathynelloïde s'ajoute encore un élément: il s'agit du processus de la pléonisation des derniers péréionites (Serban, 1972) qui révèle la présence des sclérites cuticulaires pléonaux sur le tronçon caudal du péréion. Ce processus inattendu, mis en évidence à l'aide des imprégnations argentiques, prend une signification particulière chez un représentant de la sous-classe des Malacostraca qui devrait avoir les trois régions du corps nettement différenciées.

Dans ce qui suit nous désirons discuter de nouveau sur la pléonisation du péréion et la néoténie des péréiopodes VIII car, il nous faut reconnaître, la solution donnée à ces processus (Serban, 1972) reste en bonne mesure sujette à caution.

LA PLÉONISATION DANS L'ORDRE DES BATHYNELLACEA

Les recherches sur la paroi chitineuse du corps, poursuivies à l'aide des imprégnations argentiques, ont révélé la présence de certaines zones qui retiennent toujours le métal réduit. Dans le cas des somites du corps, cette différenciation de la cuticule après les imprégnations a été nommée dessin argyrophile (Serban, 1972); selon nous, les zones argyrophiles marquent les sclérites cuticulaires tandis que les zones argyrophobes, les surfaces moins dures de la paroi. Parmi d'autres résultats concernant la morphologie intime de certaines parties du corps, cette méthode a permis d'identifier sur la cuticule du tronçon caudal du péréion le processus que nous avons dénommé la pléonisation du péréion. Revenons brièvement sur les résultats les plus importants (pour les détails voir Serban, 1972).

Le dessin argyrophile péréial typique des 5 premiers péréionites et le dessin du pléon dans le genre *Bathynella* (fig. 1-4).

Les 5 premiers péréionites de *B. paranatans* (fig. 1 A, C, D et 2 A, C) présentent un arc tergal (Ac-tg) et deux sclérites pleuraux (Sc-pl); le premier se trouve sur la moitié dorsale du bord antérieur de chaque péréionite et les derniers dans la moitié ventrale et postérieure. Ce dessin péréial typique est bien différent de celui du pléon qui est constitué sur chaque segment par deux sclérites tergaux (Sc-tg; fig. 1 B, E et 2 B) et deux sclérites sternaux (Sc-st; fig. 1 B et 2 B, D, E).

Dans le cas de *Bathynella* sp. (fig. 3), espèce proche de *B. boteai*, le dessin péréial typique ressemble à celui de *B. paranatans* (fig. 3 A), tandis que sur les pléonites s'individualise, à la place des sclérites tergaux, une plaque tergale (Plq-tg; fig. 3 B, C).

Chez *B. motrensis* (fig. 4) on trouve sur les 5 premiers péréionites le dessin de *B. paranatans* auquel s'ajoute une bande supplémentaire (fig. 4 A); sur le pléon il y a des plaques tergales (Plq-tg; fig. 4 B) dont la surface est "interrompue" par des îlots non imprégnés.

En somme, chez les trois représentants du genre *Bathynella* le dessin péréial typique est différent de celui du pléon qui, selon son aspect, prend une valeur spécifique.

Le dessin argyrophile des péréionites VI, VII et VIII dans le genre *Bathynella* (fig. 1-4).

Le dessin argyrophile des 3 derniers péréionites de *B. paranatans* (fig. 1 A, F et 2 A) prend l'aspect d'un passage par combinaison et réduction entre le dessin péréial typique et celui du pléon; sur le métamère VI il y a un dessin intermédiaire (présence simultanée d'un arc tergal mixte (Ac-tg-mxt) et des sclérites pleuraux (Sc-pl)), sur le VIIe un dessin réduit (les sclérites pleuraux sont réduits à deux îlots et dans la partie dorsale du segment s'individualisent 2 sclérites tergaux (Sc-tg)) et sur le VIIIe, 2 sclérites tergaux (Sc-tg); dans ce dernier cas les sclérites pleuraux sont complètement réduits.

La situation décrite chez *B. paranatans* se rencontre également chez les deux autres espèces dont l'arc tergal change graduellement sa structure vers celle de la plaque tergale, tandis que les sclérites pleuraux se réduisent (fig. 3 C et 4 A). Vu toutes ces données une remarque s'impose:

Bien que chez les trois espèces les 5 premiers somites du péréion aient un dessin différent de celui du pléon et que ce dernier n'est pas semblable, le passage par combinaison et réduction est toujours présent au niveau des péréionites VI, VII et VIII; le péréionite VIII porte un dessin pléonal tandis que les précédents un dessin intermédiaire entre ceux du pléon et la moitié rostrale du péréion.

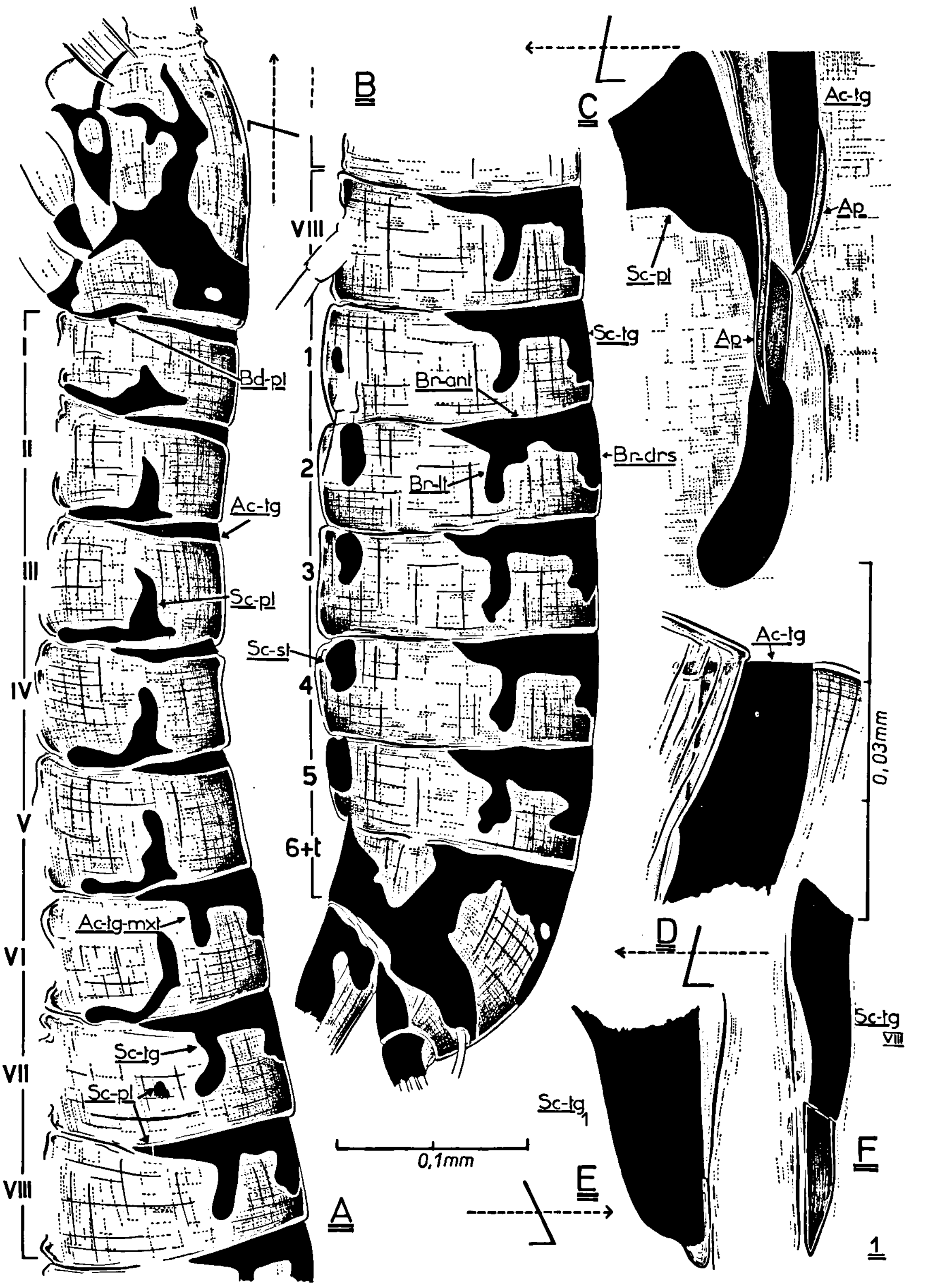


Fig. 1. - *Bathynella* (*Bathynella*) *paranatans* Serban, dessin argyrophile du péréion et du pléon, vue latérale: A - péréion; B - pléon; C - sclérite pleural et l'arc tergal (détail); D - zone dorsale de l'arc tergal (détail); E - pléonite 1, partie terminale du sclérite tergal; F - péréionite VIII, partie terminale du sclérite tergal; (d'après Serban, 1972).
Ac-tg, arc tergal; Ac-tg-mxt, arc tergal mixte; Ap, apodème; Bd-pl, bande pleurale du céphalon; Sc-pl, sclérite pleural; Sc-st, sclérite sternal; Sc-tg, sclérite tergal; I-VIII, péréionites; 1-6 + t, pléonites et pléotelson.

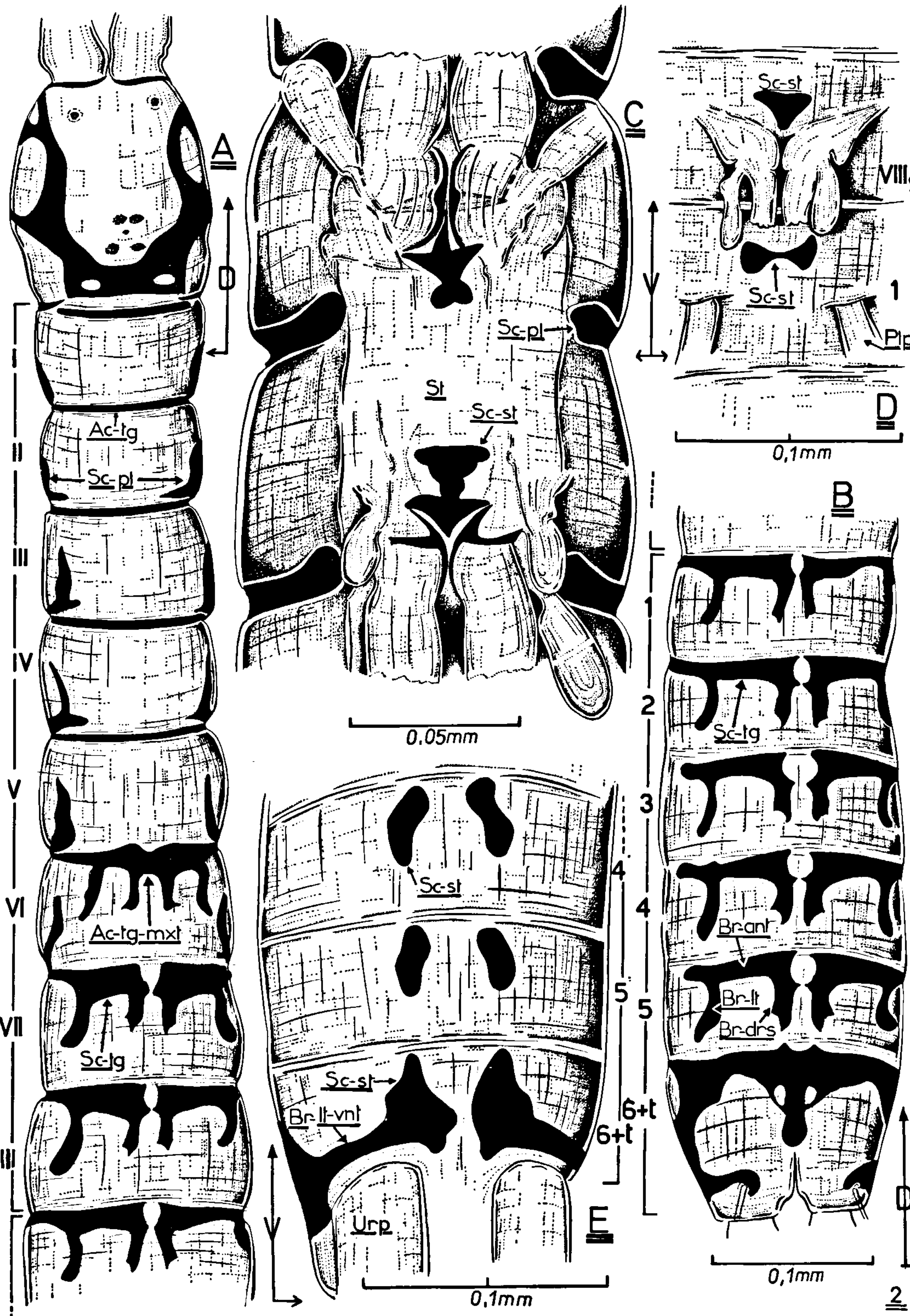


Fig. 2. - *Bathynella* (*Bathynella*) *paranatans* Serban, dessin argyrophile du péréion et du pléon: A - péréion, vue dorsale; B - pléon, vue dorsale; C - face sternale des péréionites; D - sclérites sternaux du péréionite VIII et du pléonite 1 (femelle); E - dessin argyrophile des derniers pléonites et du pléotelson, vue sternale; (d'après Serban, 1972). Ac-tg, arc tergal; Ac-tg-mxt, arc tergal mixte; Br-ant, barre antérieure; Br-drs, barre dorsale; Br-lt, barre latérale; Br-lt-vnt, barre latéro-ventrale; Plp, pléopode; Sc-pl, sclérite pleural; Sc-st, sclérite sternal; St, sternite.

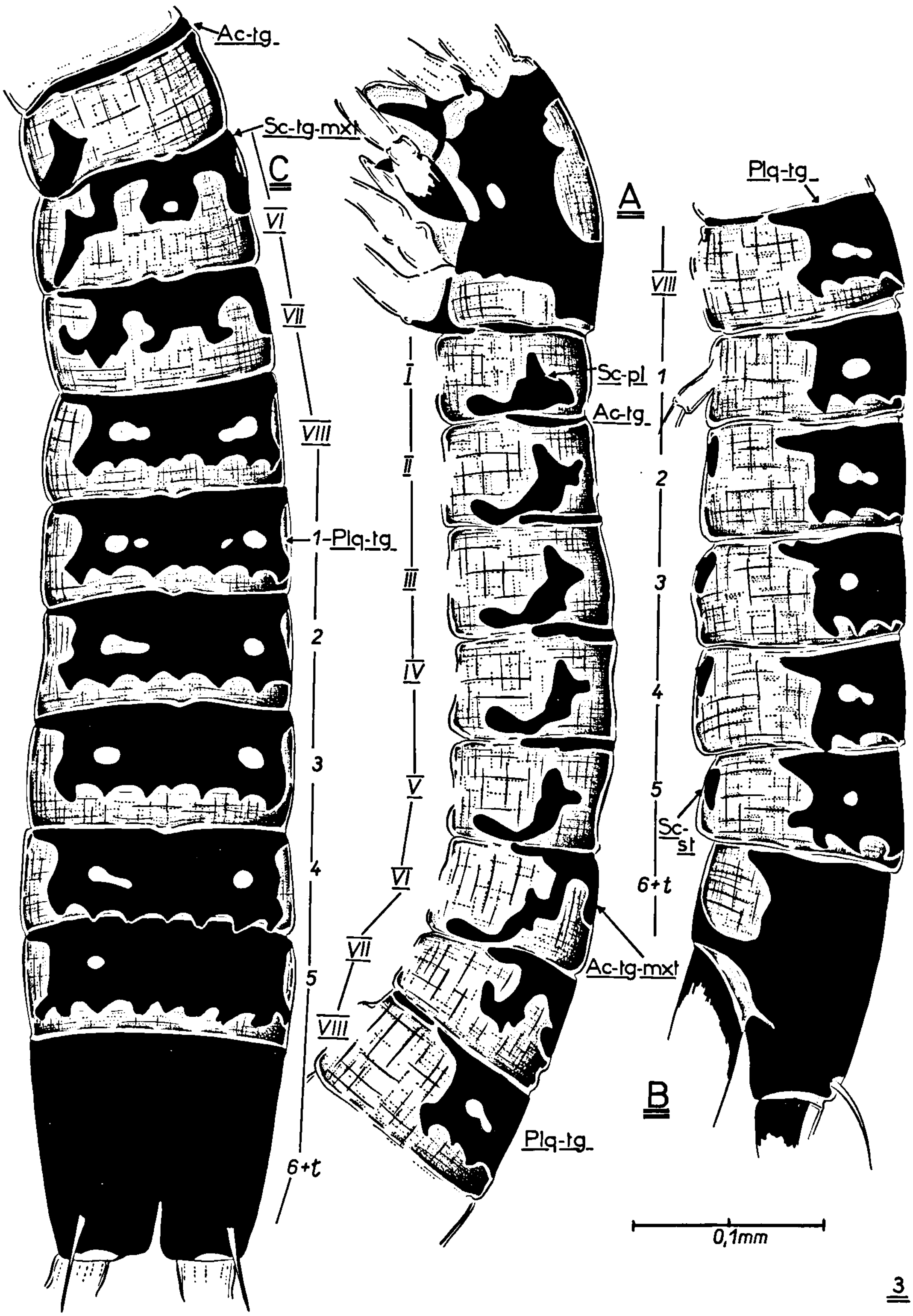


Fig. 3. - *Bathynella* sp., dessin argyrophile du péréion et du pléon: A - péréion, face latérale; B - pléon, face latérale; C - tronçon génital du péréion et le pléon, face dorsale; (d'après Serban, 1972).

Ac-tg, arc tergal; Ac-tg-mxt, arc tergal mixte; Plq-tg, plaque tergale; Sc-pl, sclérite pleural; Sc-st, sclérite sternal; I-VIII, péréionites; 1-6 + t, pléonites et pléotelson.

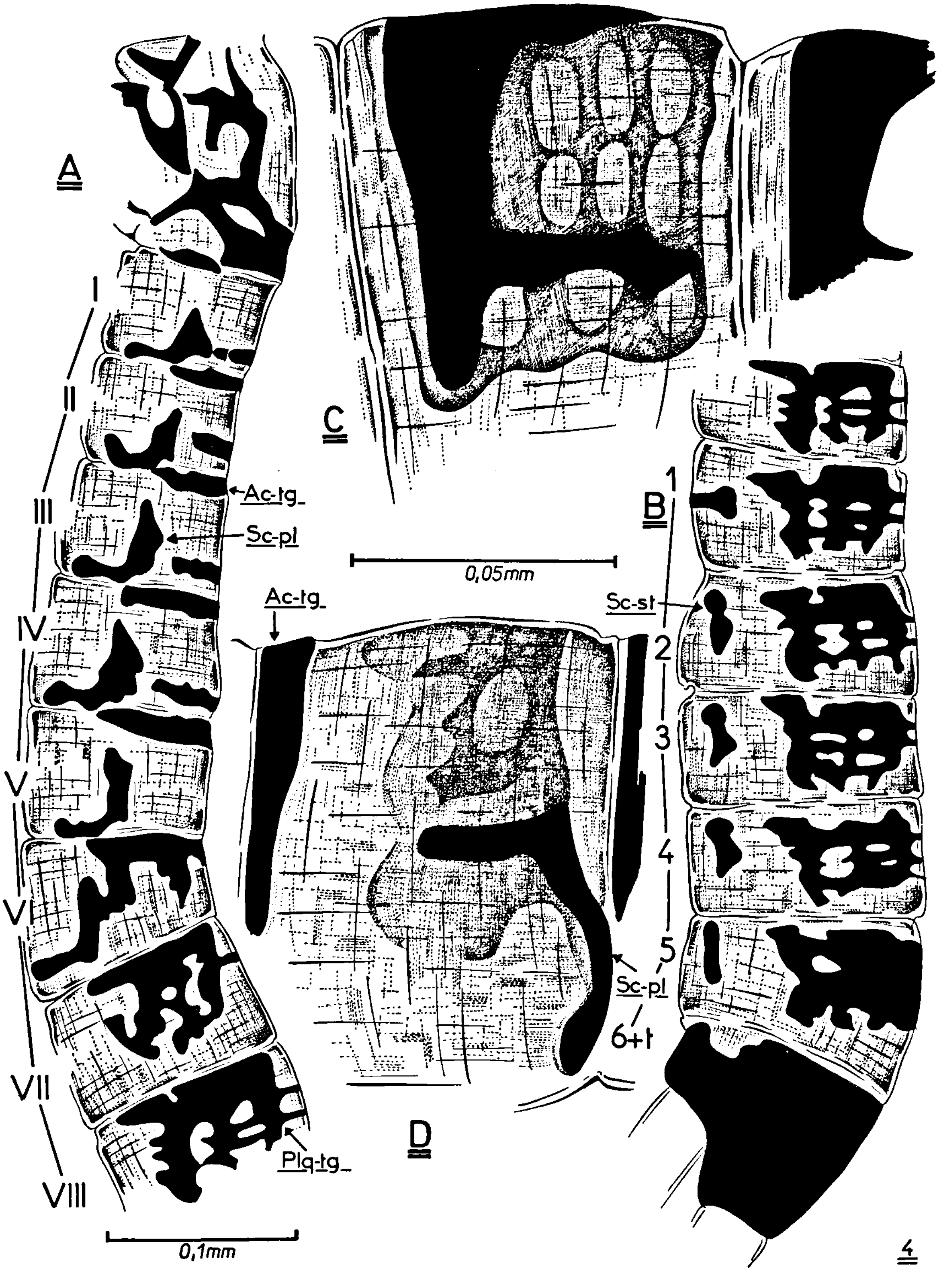


Fig. 4. - *Bathynella* (*Bathynella*) *motrensis* Serban, dessin argyrophile du péréion et du pléon: A - péréion, face latérale; B - pléon, face latérale; C - pléonite à une phase intermédiaire de la nitratation; D - péréionite à une phase intermédiaire de la nitratation; (d'après Serban, 1972).

Ac-tg, arc tergal; Ac-tg-mxt, arc tergal mixte; Plq-tg, plaque tergale; Sc-pl, sclérite pleural; Sc-st, sclérite sternal; I-VIII, péréionites; 1-6 + t, pléonites et pléotelson.

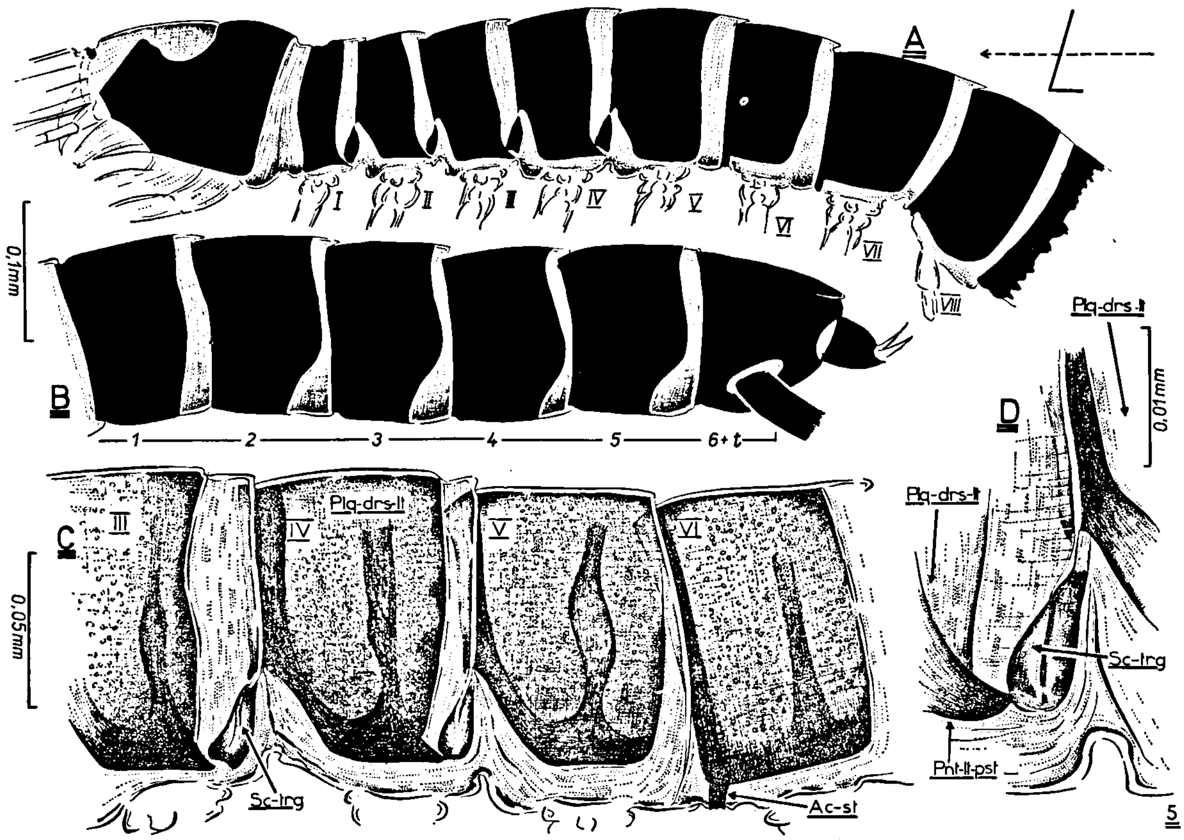


Fig. 5. - *Parabathynella motasi* Dancau & Serban, argyrophilie du péréion et du pléon: A - péréion, vue latérale (femelle); B - pléon vue latérale; C - péréionites III-VI; D - sclérite triangulaire et ses rapports avec les plaques dorso-latérales; (d'après Serban, 1972).

Ac-st, arc sternal; Plq-drs-lt, plaque dorso-latérale; Pnt-lt-pst, point latéro-postérieur; Sc-trg, sclérite triangulaire; I-VIII, péréionites; 1-6 + t, pléonites et pléotelson.

Le dessin argyrophile dans le genre *Parabathynella* (fig. 5).

De même que chez *Bathynella,* dans le genre *Parabathynella* on trouve un dessin péréial typique (les 5 premiers péréionites), un dessin pléonal (les 5 pléonites) et un dessin intermédiaire (les 3 derniers péréionites). Le premier est formé d'une plaque dorso-latérale (Plq-drs-lt) ayant ses angles antérieurs retranchés et ceux du côté postérieur terminés en pointe (Pnt-lt-pst; fig. 5 A, C, D); entre les péréionites I-II, II-III, III-IV et IV-V se développent 2 sclérites triangulaires (Sc-trg). Le deuxième est représenté par un anneau pléonal (Ann-pln; fig. 5 B) qui recouvre presque toute la surface de chaque segment. Enfin, les péréionites VI, VII et VIII se caractérisent par la présence d'une plaque dorso-latérale dont les angles antérieurs sont réunis par un arc sternal (Ac-st) et les angles postérieurs sont arrondis; entre les péréionites V-VI, VI-VII et VII-VIII les sclérites triangulaires manquent (fig. 5 A, C). Notons que le sclérite sternal du péréionite VIII, présent chez *Bathynella,* manque également.

Conclusion: Si l'on considère les données concernant le dessin argyrophile des *Bathynella* et *Parabathynella,* il convient de comprendre par le terme de pléonisation le processus qui a déterminé la réduction de certains sclérites péréiaux typiques sur le tronçon caudal du péréion (sclérites pleuraux de *Bathynella* et sclérites triangulaires de *Parabathynella*) ainsi que l'apparition des éléments pléonaux (les sclérites tergaux ou les plaques tergales de *Bathynella* et l'arc sternal de *Parabathynella*). Il ressort que le processus de la pléonisation suppose une modification dirigeant la structure des sclérites des péréionites VI, VII et VIII vers celle des sclérites pléonaux.

En comparant la pléonisation dans les deux

genres on remarque, outre une similitude générale en ce qui concerne le sens des modifications, certaines différences qui méritent une analyse plus poussée.

Chez *B. paranatans*, le passage commence par un segment mixte — le péréionite VI — portant l'arc tergal mixte et les sclérites pleuraux auquel suivent la réduction partielle — le péréionite VII — ou totale — le péréionite VIII — des éléments péréiaux et l'apparition des sclérites pléonaux typiques. Dans le cas de *Bathynella* sp. et *B. motrensis*, qui portent sur le pléon des plaques tergales, on voit que ces dernières s'individualisent complètement sur le péréionite VIII, seulement. Nous avons montré que les plaques tergales sont des formations dérivant des sclérites tergaux de *B. paranatans* dont les surfaces cuticulaires adjacentes aux barres latérales et aux barres dorsales se sclérifient aussi. Ce phénomène a été mis en évidence au cours d'une imprégnation argentique lente de la cuticule de *B. motrensis* chez qui, en une première phase, apparaissent les sclérites tergaux, puis les plaques tergales proprement-dites (fig. 4 C) (voir le dessin argyrophile primaire; Serban, 1972).

Dans le genre *Parabathynella* on ne rencontre pas le passage par combinaison et réduction entre le dessin péréial typique et celui du pléon, les péréionites VI, VII et VIII ayant une structure cuticulaire presque identique (étant donné que le matériel dont nous avons disposé était assez réduit, cette dernière affirmation doit être prise sous réserve). Notons que cette fois-ci, c'est le péréionite V qui remplace le péréionite VI de *Bathynella*, car sa moitié rostrale est de type péréial (le sclérite triangulaire est présent et l'arc sternal n'est pas développé) tandis que la moitié caudale rappelle les pléonites (les angles postérieurs de la plaque dorso-latérale sont arrondis et le sclérite triangulaire est absent).

Après cette brève présentation du processus de la pléonisation, il convient de finir par la remarque suivante:

Les sclérites des deux derniers tagmes du corps permettent d'identifier un tronçon péréial typique, un autre à caractère péréialo-pléonal et enfin un tronçon pléonal. Précisons que le tronçon à structure péréialo-pléonale porte les orifices génitaux des deux sexes situés chez les femelles sur le péréionite VI et chez les mâles sur le péréionite VIII. Rappelons également que les péréiopodes VIII ont, chez tous les représentants de l'ordre des Bathynellacea, une structure inachevée au point de vue de la fonction ambulatoire.

LES PÉRÉIOPODES VIII FEMELLES [1]

En partant de l'hypothèse selon laquelle les péréiopodes VIII des deux sexes sont des extrémités péréiales arrêtées dans leur développement, il convient d'admettre que leur morphologie devrait rappeler celle des péréiopodes I-VII. Mais cette condition ne se réalise pas généralement: chez certains groupes il existe une discordance structurale accentuée entre les péréiopodes VIII des deux sexes d'une part, et entre les péréiopodes femelles et ceux de type ambulatoire, d'autre part. Ce cas est généralisé dans la famille des Parabathynellidae où les derniers appendices péréiaux femelles ne comprennent jamais plus de deux articles. Vu que la structure néoténique des appendices en question n'a pas été modelée par une fonction secondaire, la discordance mentionnée reste un élément inexpliquable. Précisons que les ébauches des péréiopodes VIII mâles ont été assimilées à la fonction sexuelle, la morphologie initiale étant remaniée conformément à leur nouveau rôle, celui de pénis.

Voyons maintenant quelques caractéristiques de la typologie des péréiopodes VIII femelles dans l'ordre des Bathynellacea.

La famille des Bathynellidae (fig. 6 et 7).

Dans le genre *Bathynella*, l'appendice VIII femelle est formé d'un coxopodite (Cxpd) portant l'exite précoxal (Ext-prcx) et l'épipodite coxal (Epp-cx), d'un basipodite (Bsp) bien développé et des deux rames monoarticulées — l'exopodite (Exp) et l'endopodite (Enp) (fig. 6 A). Si l'on compare cette structure à celle d'un péréiopode ambulatoire, elle se distingue par la fusion de l'exite précoxal avec le coxa et par l'endopodite ne portant plus les 4 articles. Vu que l'exopodite et le protopodite sont assez semblables à ceux des péréiopodes antérieurs, il résulte que les remaniements les plus importants sont intervenus au niveau de la rame ambulatoire, l'endopodite. A cette morphologie simplifiée de la rame interne correspond une articulation non ambulatoire du protopodite au corps; le sclérite sternal du seg-

[1] Etant donné que les péréiopodes VIII femelles sont mieux décrits chez toutes les espèces que les mêmes appendices mâles et qu'ils présentent la simplification morphologique la plus remarquable, notre discussion se base surtout sur ces extrémités. Pour les informations et les figures concernant les péréiopodes VIII mâles, voir Serban (1966-1973), Serban, Coineau & Delamare Deboutteville (1972), Delamare Deboutteville & Serban (1973), etc.

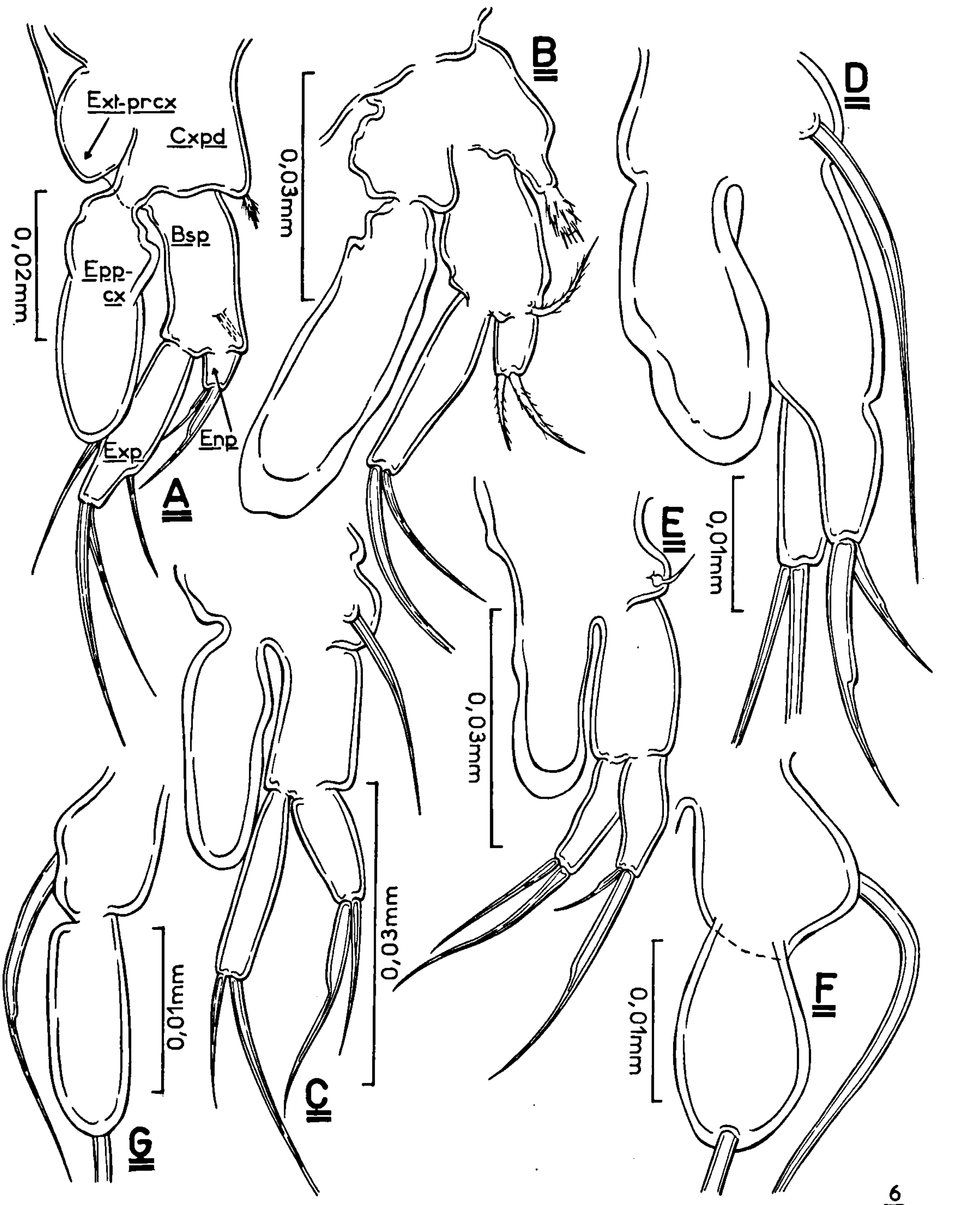


Fig. 6. - Péréiopodes VIII femelles (Bathynellidés): A - *Bathynella (Bathynella) paranatans* Serban; B - *Antrobathynella stammeri* (Jakobi); C - *Gallobathynella (Gallobathynella) coiffaiti* (Delamare & Chappuis); D - *Gallobathynella (Gallobathynella) boui* Serban, Coineau & Delamare; E - *Sardobathynella cottarellii* Serban; F - *Meridiobathynella rouchi* Serban, Coineau & Delamare; G - *Meridiobathynella catalanensis* Serban, Coineau & Delamare. (A, B et E d'après Serban, 1972, 1966a et respectivement 1973b; C, D, F et G d'après Serban, Coineau & Delamare Deboutteville, 1972).

Bsp, basipodite; Cxpd, coxopodite; Enp, endopodite; Epp-cx, épipodite coxal; Exp, exopodite; Ext-prcx, exite précoxal.

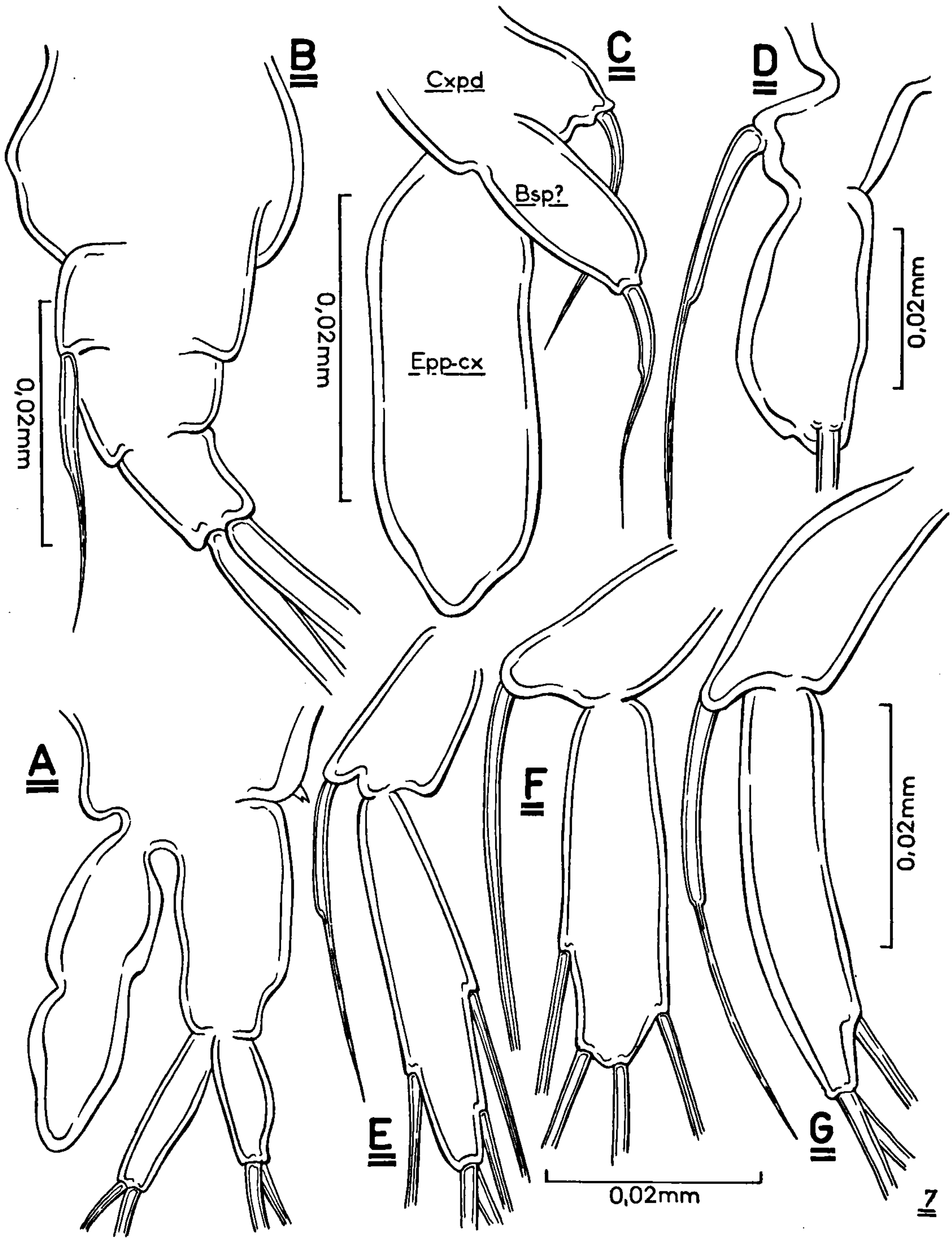


Fig. 7. - Péréiopodes VIII femelles et pléopodes (Bathynellidés). Péréiopodes VIII femelles: A - *Pseudobathynella magniezi* Serban, Coineau & Delamare; B - *Austrobathynella patagonica* Delamare; C - *Vandelibathynella vandeli* (Delamare & Chappuis); D - *Meridiobathynella* cf. *rouchi* Serban, Coineau & Delamare (de Rome). Pléopodes: E - *Bathynella* (*Bathynella*) *paranatans* Serban; F - *Vandelibathynella vandeli* (Delamare & Chappuis); G - *Meridiobathynella* cf. *rouchi* Serban, Coineau & Delamare (de Rome). (A, C, D et F d'après Serban, Coineau & Delamare Deboutteville, 1972; B d'après Delamare Deboutteville & Serban, 1973; E et G d'après Serban, 1972 et respectivement 1973).

Bsp, basipodite; Cxpd, coxopodite; Epp-cx, épipodite coxal.

ment n'est pas en liaison avec les appendices et les coxes de ces derniers ne portent pas un apodème d'articulation. La structure générale semblable des péréiopodes VIII mâles et femelles (le coxopodite, le basipodite et les deux rames sont présents) suggère l'idée selon laquelle le blocage du développement des derniers péréiopodes s'est produit simultanément chez les deux sexes.

Il est à préciser que le type de péréiopode VIII femelle que l'on trouve chez *Bathynella* présente la morphologie la plus complète que puissent avoir ces appendices dans la famille des Bathynellidae et dans l'ordre des Bathynellacés; nous le dénommons type paraambulatoire. Des péréiopodes pareils se retrouvent chez un bon nombre d'espèces de la famille; les variantes qui s'individualisent supposent une réduction plus ou moins forte de l'exite précoxal (fig. 6 C, D, E) et un développement différent de celui décrit chez *Bathynella*, de l'exopodite et de l'endopodite (fig. 6 C, D, E et 7 A).

Dans le genre *Austrobathynella* les péréiopodes VIII femelles sont uniramés. Ce taxon, découvert par Cl. Delamare Deboutteville (1960) en Amérique australe — Patagonie andine —, a été considéré par W. Noodt (1965) le synonyme de *Bathynella*. Dans une note récente (Delamare Deboutteville & Serban, 1973) portant sur la révision de la validité de ce genre, nous avons repris l'analyse des péréiopodes VIII des deux sexes. Les péréiopodes VIII femelles (fig. 7 B), formés de plusieurs articles situés le long d'un axe, comprennent un coxopodite dépourvu d'exite précoxal et d'épipodite coxal, un basipodite et un endopodite. Certaines incertitudes concernant l'homologation des articles sont dues à l'absence de l'épipodite respiratoire qui, chez les Bathynellidae, marque généralement la région coxale ainsi qu'à l'absence de l'exopodite dont l'articulation indique la partie terminale du basis. C'est pour ces raisons qu'il nous est impossible même à présent de préciser si l'endopodite comporte un ou deux articles. Mais il y a aussi d'autres problèmes qui se posent.

Les études du développement postembryonnaire chez certains représentants de la famille des Bathynellidae (Bartok, 1944; Jakobi, 1954) ont révélé que les ébauches des appendices péréiaux présentent, même aux stades les plus précoces, les deux rames et l'épipodite coxal; au premier abord, il paraît que cette individualisation précoce des deux rames ne se produit pas chez *Austrobathynella* dont les péréiopodes VIII femelles ne portent pas d'exopodite. Mais si l'on tient compte de la grande taille des deux rames du pénis (Delamare Deboutteville & Serban, 1973), et tout spécialement du fait que leur taille est égale, l'absence de la rame externe des péréiopodes VIII femelles est difficile à expliquer. Il est à supposer que dans le genre *Austrobathynella*, taxon appartenant à la famille des Bathynellidae (la sous-famille des Austrobathynellinae), à la néoténie des péréiopodes se superposent d'autres processus conduisant à la structure uniramée; selon nous, il ne s'agit pas d'une réduction graduelle de l'exopodite au cours de l'évolution du groupe.

A l'occasion d'une dernière description de *Bathynella grossei* Noodt, W. Noodt (1971) donne le dessin du péréiopode VIII femelle; outre la présence d'un épipodite respiratoire l'appendice ressemble à celui de *Austrobathynella*.

Dans le genre *Vandelibathynella* (la sous-famille des Gallobathynellinae) les péréiopodes en question comportent deux articles et un grand épipodite rattaché à l'article basal (fig. 7 C). Nous avons pensé que l'article basal est le coxopodite et celui du côté apical, le basipodite.

Enfin, le stade le plus avancé de la simplification morphologique des péréiopodes VIII femelles dans la famille des Bathynellidae se rencontre dans le genre *Meridiobathynella* (la sous-famille des Gallobathynellinae). Dans ce cas il existe deux articles à structure proche; l'épipodite respiratoire est absent (fig. 6 F, G et 7 D).

La famille des Parabathynellidae (fig. 8).

Contrairement aux Bathynellidae, les Parabathynellidae ne sont pas toujours pourvus de péréiopodes VIII femelles; à cette réduction totale de ces appendices chez un bon nombre d'espèces, il faut ajouter que leur morphologie générale s'éloigne toujours de celle des péréiopodes ambulatoires ou de celle des pénis.

Les péréiopodes les plus développés sont connus dans le groupe *stygia* du genre *Parabathynella*; ils sont constitués par deux articles (fig. 8 A, B). Chez les espèces *P. fagei* (fig. 8 C), *P. mateusi* (fig. 8 D), *P. lusitanica* (fig. 8 F), *Allobathynella coreana* (fig. 8 E) et *A. gigantea* (fig. 8 G), l'unique article, ayant l'aspect d'un mamelon de la cuticule du péréionite, porte des phanères; chez *Eobathynella mesasiatica* (fig. 8 H), l'appendice est monoarticulé et glabre. Dans le genre *Hexabathynella* (fig. 8 I-K), les petits péréiopodes d'une paire sont fusionnés à leur base; chez *H. halophila* (fig. 8 L), ils sont réduits à deux plis de la cuticule. Nous n'insisterons pas

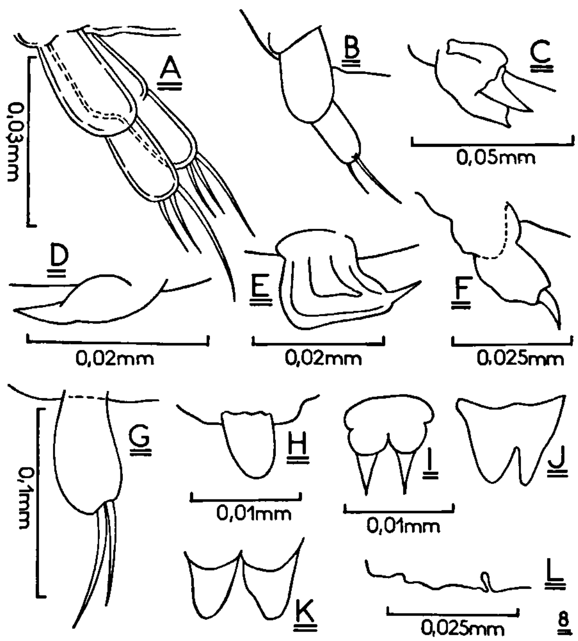


Fig. 8. - Péréiopodes VIII femelles (Parabathynellidés): A - *Parabathynella motasi* Dancau & Serban; B - *Parabathynella phreatica* Chappuis; C - *Parabathynella fagei* Delamare & Angelier; D - *Parabathynella mateusi* Galhano; E - *Allobathynella coreana* Morimoto; F - *Parabathynella lusitanica* Braga; G - *Allobathynella gigantea* Morimoto; H - *Eobathynella mesasiatica* Birstein & Ljovuschkin; I - *Hexabathynella knoepffleri* (Coineau); J - *Hexabathynella hebrica* (Cvetkov & Petrova); K - *Hexabathynella tenera* (Cvetkov); L - *Hexabathynella halophile* Schminke; (d'après Dancau & Serban, 1963, Karaman, 1934, Delamare Deboutteville & Chappuis, 1954, Galhano, 1967, Morimoto, 1970, Delamare Deboutteville & Chappuis, 1954, Morimoto, 1963, Birstein & Ljovuschkin, 1964, Coineau, 1964, Cvetkov, 1968, Cvetkov, 1968 et respectivement Schminke, 1972).

sur les représentants qui ne portent pas ces appendices.

Les données que nous venons de présenter montrent que la différenciation des péréiopodes VIII femelles dans la famille des Bathynellidae suppose un type paraambulatoire (*Bathynella* et autres genres), un type uniramé (*Austrobathynella)* et un type biarticulé *(Vandelibathynella* et *Meridiobathynella*); si entre les deux premiers il est encore possible de déceler une certaine liaison (le coxopodite, le basipodite et l'endopodite sont reconnaissables), entre eux et le type biarticulé celle-ci n'existe plus.

La correspondance entre la structure générale des péréiopodes VIII des deux sexes, si caractéristique du genre *Bathynella* (la présence du coxopodite, du basipodite et des deux rames) ne se retrouve pas chez *Austrobathynella;* quant aux genres *Vandelibathynella* et *Meridiobathynella* il est impossible de saisir aucune ressemblance entre les appendices mâles et femelles. Ces dernières situations suggèrent soit que la genèse des péréiopodes néoténiques n'a pas commencé chez les deux sexes à une même étape de leur développement, soit que les extrémités péréiales VIII des femelles, initialement semblables à celles des mâles (il s'agit de la constitution générale), ont été soumises à d'autres processus. Ces hypothèses qui compliquent davantage le problème de la formation des péréiopodes VIII se rapportent notamment aux Gallobathynellinae. Dans le genre *Gallobathynella* (fig. 6 C, D) les péréiopodes VIII femelles sont de type paraambulatoire, leur morphologie générale correspondant à celle des pénis, tandis que dans les genres *Vandelibathynella* et *Meridiobathynella* il sont biarticulés; en soulignant que la structure des pénis est l'élément primordial qui démontre l'appartenance des trois genres à la sous-famille des Gallobathynellinae (Serban, Coineau & Delamare Deboutteville, 1972), il est encore plus difficile de saisir les processus qui ont conduit dans les genres *Vandelibathynella* et *Meridiobathynella* aux appendices femelles biarticulés; on voit donc qu'à un type de pénis généralisé dans la sous-famille correspondent deux types d'extrémités VIII femelles dont la morphologie est très dissemblable.

En conclusion, la morphologie des trois types des péréiopodes VIII femelles des Bathynellidae fait impossible leur groupement dans une série qui impliquerait leur remaniement continuel en sorte que la structure du type le plus simplifié soit le résultat de la réduction graduelle du type le plus complexe. Il faut également retenir qu'il n'existe pas toujours une correspondance entre la constitution générale des péréiopodes VIII des deux sexes.

Dans la famille des Parabathynellidae ne s'individualise jamais un type d'appendice VIII femelle proche des péréiopodes ambulatoires. Les deux articles — nombre maximum — qui sont présents soulèvent de nombreuses incertitudes quant à leur homologation avec les parties constitutives d'un péréiopode commun. Il est difficile de préciser s'il s'agit soit d'un coxopodite et d'un basipodite, soit d'un protopodite et d'un endopodite ou bien d'un protopodite et d'un exopodite.

Les péréiopodes biarticulés.

Instituant la famille des Parabathynellidae, W. Noodt (1965) a résolu la question la plus impor-

tante de la taxonomie de l'ordre des Bathynellacea, cette séparation nette des divers genres marquant l'existence des deux groupes dont la structure et l'évolution sont différentes. Afin de mettre clairement en évidence une série assez longue de caractéristiques individualisant les genres *Bathynella* et *Parabathynella* nous avons réservé dans l'étude sur *Bathynella* un chapitre entier à l'analyse des deux taxa (voir "Über *Bathynella* und *Parabathynella*"; Serban, 1972). Mais les recherches les plus récentes ont découvert dans la famille des Bathynellidae la présence de certains caractères généralisés chez les Parabathynellidae. Parmi ces traits il est à mentionner le lobe externe du pénis de *Austrobathynella* (Delamare Deboutteville & Serban, 1973), la grande taille des poils en lancette et la présence d'une proéminence externe sur l'article exopodial I de l'antennule de *Sardobathynella* (Serban, 1973b) et l'antennule formée de six articles chez *Meridiobathynella* (Serban, Coineau & Delamare Deboutteville, 1972). Mais le cas le plus paradoxal reste la structure biarticulée des péréiopodes VIII femelles dans les genres *Meridiobathynella* et *Parabathynella* (comparer les figures 6 F, G et 7 D avec les figures 8 A, B).

A l'occasion de l'étude sur les Gallobathynellinae nous avons essayé d'expliquer la ressemblance des péréiopodes VIII femelles dans les deux familles (Serban, Coineau & Delamare Deboutteville, 1972). Citons:

"La seule explication possible d'une structure biarticulée et identique du péréiopode VIII femelle chez *P. stygia*, *P. motasi*, d'une part et chez *V. vandeli*, *M. rouchi* et *M. catalanensis*, d'autre part, espèces ayant un pénis tout à fait différent est la suivante: dans les cas mentionnés nous nous trouvons devant un phénomène de néoténie accentuée portant sur les appendices 8 femelles, l'arrêt de leur développement s'étant produit au cours d'une étape ontogénique durant laquelle les caractéristiques des deux familles n'étaient pas encore individualisées. Cet arrêt précoce du développement peut expliquer aussi bien la similitude des péréiopodes VIII femelles dans les deux familles que l'existence de deux types d'appendices, nettement différenciés, dans la sous-famille des Gallobathynellinae elle-même. Les facteurs qui ont déterminé ce processus pourraient être mis en évidence par une étude du développement post-embryonnaire des deux espèces en question" (Serban, Coineau & Delamare Deboutteville, 1972: 79).

L'hypothèse citée tient compte de la néoténie secondaire des péréiopodes VIII, caractéristique généralisée dans l'ordre des Bathynellacea, et de leur rôle différent dans les deux sexes. Plus précisément, il s'agit de la fonction sexuelle des péréiopodes VIII mâles qui impose une structure minimale et de l'absence d'une fonction au niveau des mêmes appendices femelles laissant voie libre à la simplification structurale de ces appendices. En soutenant la nécessité d'une structure minimale pour que la fonction sexuelle puisse se réaliser, nous pensons à l'individualisation de la partie pénienne proprement-dite sur le précoxa et le coxa du protopodite, ce qui exige le développement de ces régions.

Bien que l'explication citée paraisse satisfaisante, il y a d'autres facteurs qui nous obligent d'aborder de nouveau le problème des péréiopodes VIII. Il s'agit surtout de la structure biarticulée des péréiopodes VIII femelles (*Meridiobathynella et Parabathynella*) qui s'éloignent trop de la morphologie caractéristique des appendices ambulatoires. Si l'on peut admettre qu'un péréiopode dont le déterminisme structural est en intime liaison avec la fonction ambulatoire peut se réduire complètement, il est difficile toutefois de comprendre que le processus de la néoténie ait conduit seulement chez les femelles à une structure ne rappelant plus la morphologie initiale. Même si nous sommes d'accord avec l'hypothèse citée, d'autres questions se posent.

La présence des péréiopodes biarticulés dans les deux familles prend une signification tout à fait particulière. Dans la famille des Bathynellidae ce type d'appendice représente le niveau minimal de la morphologie des péréiopodes VIII femelles, tandis que chez les Parabathynellidae, le niveau maximal, cet élément structural mettant en liaison la diversification différente des péréiopodes VIII femelles dans les deux familles. Soulignons également que la forte différenciation des péréiopodes biarticulés par rapport aux appendices de type ambulatoire a conduit — fait curieux — à une similitude frappante avec les pléopodes des Bathynellidae (fig. 7 E, G). Ces derniers appendices, toujours présents chez les Bathynellidae, manquent généralement chez les Parabathynellidae, mais lorsqu'ils existent ils sont monoarticulés.

Sans avoir l'intention de soutenir que chez les femelles de *Meridiobathynella* et *Parabathynella* les appendices VIII sont des pléopodes, il faut toutefois reconnaître que les considérations ci-des-

sus imposent une révision de notre hypothèse sur la néoténie des derniers péréiopodes dans l'ordre des Bathynellacea; la question qui se pose est de comprendre leur structure inachevée en corrélation avec l'une des caractéristiques les plus importantes des Bathynellacea — la pléonisation des trois derniers péréionites.

En résumant les idées les plus importantes qui découlent de cette discussion sur les péréiopodes VIII et sur la pléonisation des trois derniers péréiopodes, on peut conclure que:

— dans l'ordre des Bathynellacea les péréiopodes VIII des deux sexes n'ont jamais une structure ambulatoire;
— les péréiopodes VIII mâles, toujours présents, gardent une structure générale plus proche de celle des péréiopodes ambulatoires que les mêmes appendices femelles car l'individualisation de la région pénienne réclame le développement du protopodite;
— les péréiopodes VIII femelles, dont la présence n'est pas de règle, peuvent avoir ou non une morphologie générale qui rappelle celle des pénis; la corrélation qui, au point de vue théorique, doit exister entre les derniers péréiopodes des deux sexes, corrélation présente chez la plupart des représentants de la famille des Bathynellidae, manque dans le cas des espèces de la famille des Parabathynellidae;
— les péréiopodes VIII femelles biarticulés (le type le plus déroutant quant à la structuration de ces appendices) se rencontrent autant dans la famille des Bathynellidae que dans celle des Parabathynellidae; dans la première famille ils marquent la morphologie la plus réduite de ces appendices, tandis que dans la deuxième ils indiquent la morphologie la plus complexe. Ce type d'appendice, ne rappelant pas la structure des péréiopodes ambulatoires, est proche de la constitution des pléopodes des Bathynellidae.

Compte tenu de la morphologie des péréiopodes VIII femelles dans l'ordre des Bathynellacea, morphologie ne prouvant pas toujours qu'ils dérivent d'un péréiopode ambulatoire, d'une part et des différences frappantes entre les extrémités VIII des deux sexes chez les diverses espèces, d'autre part, une nouvelle question se pose: est-il possible d'admettre encore que la structure des péréiopodes VIII des formes actuelles soit le résultat de la néoténie d'un appendice à constitution initiale de type ambulatoire? Si l'on considère, outre la morphologie maintes fois paradoxale des péréiopodes VIII femelles, la pléonisation du tronçon caudal du péréion, processus qui s'accentue fortement sur le péréionite VIII, il ressort nettement que la question ci-dessus gagne en importance.

LA STRUCTURE DES PÉRÉIOPODES VIII ET LA PLÉONISATION

Une analyse plus poussée de la pléonisation soulève de nombreux aspects contradictoires dont l'explication unitaire est tout autant délicate que laborieuse. La morphologie singulière du tronçon caudal du péréion est malaisée à comprendre si l'on considère l'ensemble des remaniements intervenus. Sans faire appel aux nitratations argentiques de la cuticule, la néoténie des appendices VIII pourrait être tenue comme un phénomène indépendant par rapport aux autres péréionites; après la mise en évidence des sclérites, c'est le caractère corrélatif de toutes les modifications qui s'impose, la pléonisation des trois segments et la néoténie des appendices s'avérant les aspects d'un seul processus.

Le caractère le plus frappant de la pléonisation est la graduation des remaniements de la paroi chitineuse, trait qui met en liaison un métamère qui porte des appendices bien développés (le péréionite VI) avec un autre ayant des extrémités inachevées (le péréionite VIII). De ce point de vue le cas de *Bathynella* est démonstratif car il révèle un passage structural continuel entre un métamère péréialo-pléonal (le péréionite VI) et un métamère pléonalo-péréial (le péréionite VIII).

Dans le travail sur *Bathynella* (Serban, 1972), nous avons soutenu que la morphologie particulière des péréiopodes VIII est le résultat du blocage du développement complet des appendices, autrefois ambulatoires. Cette structure inachevée est confirmée par la marche générale du développement postembryonnaire qui rend possible l'apparition tardive des appendices en question; rappelons que les péréiopodes VI, VII et VIII se développent lorsque le pléon et ses appendices sont déjà constitués.

Vu que les péréiopodes VIII, appendices développés incomplètement, se trouvent sur un segment à cuticule fortement pléonisée, il résulte que le caractère néoténique se manifesterait au niveau de la paroi du segment par la présence des sclérites pléonaux; ce dernier trait, que l'on rencontre aussi sur les péréionites VI et VII, met en évi-

dence l'un des aspects les plus contradictoires de la pléonisation: des segments dont la paroi cuticulaire paraît être frappée par la néoténie portent des appendices bien développés. Cette structure singulière des péréionites VI et VII suggère une autre hypothèse. Il ne serait pas exclu que tous les péréionites passent à une première étape de développement par un stade pléonal (présence des sclérites tergaux), dont les caractéristiques de la paroi chitineuse se maintiennent inégalement sur les trois derniers. Au point de vue théorique ce passage n'est pas à ignorer. Précisons que les 8 somites individualisés au moment de l'éclosion de la larve ne sont pas tous munis d'appendices; les plus jeunes larves portent soit une paire de péréiopodes — *B. natans* sensu Jakobi —, soit trois — *B. chappuisi* sensu Bartok —, soit quatre paires — *B. morimotoi*.[2]) Les études poursuivies par P. Bartok (1944), Y. Miura et Y. Morimoto (1953) et par H. Jakobi (1954) montrent le développement successif, en stades bien marqués par des mues, des péréiopodes qui manquent à l'éclosion, cette règle étant infirmée par les trois dernières paires. Par conséquent, il est à supposer que les sclérites des métamères apodes à l'éclosion changent leur structure pléonale au moment du développement des appendices, et que cette modification ne se réalise pas complètement dans le cas des péréionites VI, VII et VIII. Malheureusement, il nous est impossible d'apporter des arguments en faveur de cette hypothèse car les imprégnations argentiques des individus appartenant aux divers stades postembryonnaires n'ont pas donné de résultats.

En partant des caractéristiques les plus saillantes de l'ontogénie bathynelloïde nous avons émis l'opinion suivante:"... le développement postembryonnaire de *Bathynella* peut être divisé du point de vue théorique en deux grandes étapes: la première commence par l'éclosion et dure jusqu'à la constitution complète du pléon et des 5 premiers péréiopodes, la deuxième, la plus importante pour notre discussion, est représentée par la période du développement des 3 derniers péréiopodes. Nous croyons qu'à cette étape finale, dans l'ontogénie de *Bathynella* interviennent de nouveaux processus d'importance capitale dans l'achèvement de la structure adulte; il s'agit, probablement, de la maturation des gonades qui, aussi bien chez les mâles que chez les femelles, devance le développement complet des péréiopodes VIII qui restent inachevés chez les adultes. C'est pour cette raison que même le péréionite VIII possède une constitution différente de celle d'un métamère à appendices ambulatoires gardant une structure plus proche d'un pléonite, donc d'un segment apode, et que le passage du dessin argyrophile péréial vers celui du pléon a un caractère graduel. Cette graduation du passage admet une explication hypothétique plausible, se produisant d'une manière parallèle à l'avancement de la maturation des gonades" (Serban, 1972: 125).

Notre hypothèse, qui tente d'analyser la pléonisation en partant de la dominance du processus de la néoténie des péréiopodes VIII est sujette à caution. Bien que cette explication se fonde sur des données réelles, elle envisage le processus en question en tenant compte d'un aspect qui n'a pas la qualité de facteur causal; autrement dit, nous faisons appel au terme final, au résultat le plus évident de la pléonisation et non à l'élément qui la détermine. Si l'on juge la pléonisation en partant de la morphologie du péréionite VIII, il faut admettre que les sclérites des segments antérieurs indiquent une extension partielle de la néoténie; mais si l'on prend le véritable point de départ du processus, le péréionite VI ayant une structure péréialo-pléonale, il ressort que celui-ci représente l'un des facteurs qui ont conduit nécessairement à la néoténie des péréiopodes VIII et à la pléonisation accentuée du segment respectif.

En somme, la structure pléonale des sclérites du péréionite VIII et la morphologie simplifiée de ces appendices représentent les termes finals du processus de la pléonisation qui, débutant sur le péréionite VI, n'implique pas la pédogenèse des appendices comme facteur déterminant.

Le nom de pléonisation donné à la présence des sclérites pléonaux sur le péréion pourrait conduire à l'idée selon laquelle la région médiane du corps est sujette à une influence structurante du pléon, entre les deux tagmes n'existant pas de nette séparation. En revanche, l'apparition des pléopodes du premier pléonite et l'achèvement du pléon avant le développement des péréiopodes VI-VIII prouvent incontestablement que la pléonisation s'accomplit lorsque la séparation entre

[2]) "... au développement à caractère épimorphique du péréion qui au moment de l'éclosion de la larve possède les 8 somites constitués correspond une apparition presque anamorphique de la plupart des péréiopodes; cette combinaison inattendue entre deux types de développement représente la caractéristique aberrante la plus remarquable des Bathynellacea (Serban, 1972: 124).

le pléon et le péréion est individualisée. Ce développement précoce du pléon dans l'ordre des Bathynellacea complique davantage le problème de la pléonisation car il faut expliquer l'existence des sclérites pléonaux sur les derniers péréionites et la structure particulière des péréiopodes VIII en nous limitant strictement aux métamères VI, VII et VIII. Il est nécessaire de trouver une voie explicative qui puisse mener à la découverte de la corrélation entre tous les remaniements des trois derniers péréionites, une voie théorique qui démontrera que la structure singulière des péréiopodes VIII est le résultat final de la pléonisation.

LE TRONÇON GÉNITAL DU PÉRÉION

La nouvelle hypothèse concernant la pléonisation que nous désirons présenter se fond sur l'une des caractéristiques la plus originale des Malacostracés, à savoir, la position différente des orifices génitaux dans les deux sexes. Comme nous l'avons montré, la pléonisation commence sur le péréionite VI et finit sur le péréionite VIII, métamères qui portent "par hasard" les orifices génitaux chez les femelles et respectivement chez les mâles.

Le segment génital des Entomostracés

Les dénominations de thorax et abdomen, d'une part et de péréion et pléon, d'autre part, ne sont pas synonymes; les premiers, contrairement aux seconds, n'impliquent ni un nombre fixe de métamères ni des appendices caractéristiques des deux régions. Dans le cas des Malacostracés, la notion de péréion conduit nécessairement à celle de péréiopode (type d'appendice à structure bien définie), tandis que la notion de pléon implique celle de pléopode (un autre type d'extrémité). Chez les Entomostracés, le thorax porte des appendices dont le type n'entre pas en jeu, tandis que l'abdomen reste toujours une région apode (le telson n'est pas pris en considération).

Pour désigner le somite du corps sur lequel se trouvent l'orifice ou les orifices génitaux, chez les Entomostracés à position généralement identique dans les deux sexes, on utilise la dénomination de segment génital.

Chez les Anostracés, les deux premiers segments abdominaux, fusionnés partiellement, portent les pénis chez les mâles et le sac ovigère chez les femelles; ils sont précédés, outre la tête, par les 11 métamères du thorax et sont suivis par les autres 6 segments de l'abdomen et par le telson. Dans les genres *Polyartemia* et *Polyartemiella*, qui ont 19 segments thoraciques, les segments génitaux s'individualisent également après le thorax qui reste la région du corps la plus développée. Chez les Notostraceés et les Conchostracés, les orifices génitaux, situés sur le 11e segment du thorax, se trouvent en pleine "région thoracique" car le nombre d'appendices est très riche (plus de 40 et respectivement 30 paires).

Dans la sous-classe des Cephalocarida, le segment génital est situé entre les 8 segments du thorax et les 10 segments abdominaux marquant le commencement de la dernière région du corps. Chez les Copépodes, les orifices en question indiquent la partie rostrale de l'abdomen, région qui comprend un nombre plus petit de segments que le thorax.

Une situation particulière se rencontre chez les Mystacocarida, où l'orifice génital est placé "sur le premier segment thoracique libre, c'est-à-dire un peu en arrière du maxillipède "(Delamare Deboutteville & Chappuis, 1954: 11). Le thorax comporte, outre le segment des maxillipèdes, 4 somites munis d'appendices "rudimentaires"; l'abdomen à 5 segments est apode. Les maxillipèdes appartiennent à un segment bien individualisé par rapport à la tête et au thorax, segment considéré par R. W. Pennak et D. J. Zinn comme un tagme différent, le postcephalosome. Se rapportant à la position de l'orifice génital, Cl. Delamare Deboutteville et P. A. Chappuis notent: „La position insolite de leur orifice génital est assez inattendue, mais il ne semble pas qu'il soit possible d'en tenir compte. Par l'ensemble de sa morphologie, le *Derocheilocaris* est essentiellement un animal néoténique présentant tous les caractères d'un nauplius qui aurait évolué par l'adjonction de nouveaux segments, mais aurait échappé à la spécialisation des tagmes qui caractérisent les Crustacés des autres milieux venus secondairement et tardivement dans les milieux souterrains" (Delamare Deboutteville & Chappuis, 1954: 22).

Sans faire appel à d'autres exemples, il convient de comprendre par le terme de segment génital le somite du corps qui porte l'orifice génital ou les orifices génitaux et qui marque la limite d'un tagme; généralement, il s'agit de la limite rostrale de l'abdomen. Des exceptions à cette règle se rencontrent chez les Cirripèdes où le segment génital a une position différente dans les deux

sexes — il se trouve à l'extrémité antérieure du thorax chez les femelles et à l'extrémité postérieure de la même région chez les mâles — et dans le cas des Notostracés et des Conchostracés. Chez les deux derniers taxa il faut tenir compte du fait que le nombre accru des segments thoraciques est une condition secondaire.

En conclusion, le segment génital des Entomostracés prend la signification d'un élément limitrophe pour la région à laquelle il appartient.

Considérations théoriques sur le tronçon génital des Malacostracés

A la suite des observations concernant le segment génital des Entomostracés, il ressort de toute évidence que dans la sous-classe des Malacostraca on ne rencontre jamais des situations similaires; le segment génital mâle — le péréionite VIII — et le segment génital femelle — le péréionite VI — ne se trouvent jamais dans la région pléonale ou dans la partie antérieure du péréion. On voit donc que la partie terminale du péréion est marquée chez les mâles par un segment génital et chez les femelles par un péréionite commun. Cette situation laisse l'impression que dans la sous-classe des Malacostraca les segments génitaux ont un rôle différent dans les deux sexes quant au processus de tagmosis.

Bien que l'évolution des Malacostracés soit fort particulière par rapport à celle des autres sous-classes, on peut toutefois admettre que certains processus ou certaines modalités évolutives peuvent se réaliser similairement chez tous les Crustacés. En partant de la structure primaire dans la sous-classe des Malacostracés et en faisant appel à trois possibilités hypothétiques quant à l'appartenance aux tagmes des segments génitaux mâles et femelles, nous accorderons à ces derniers le rôle de marquer la limite d'une région du corps.

Premier cas (fig. 9 A). Vu que dans la sous-classe des Malacostraca c'est la région médiane du corps qui porte les orifices génitaux, c'est leur caractère péréial qui tout d'abord s'impose. En considérant le nombre primaire des métamères qui composent le péréion et le pléon, 8 et respec-

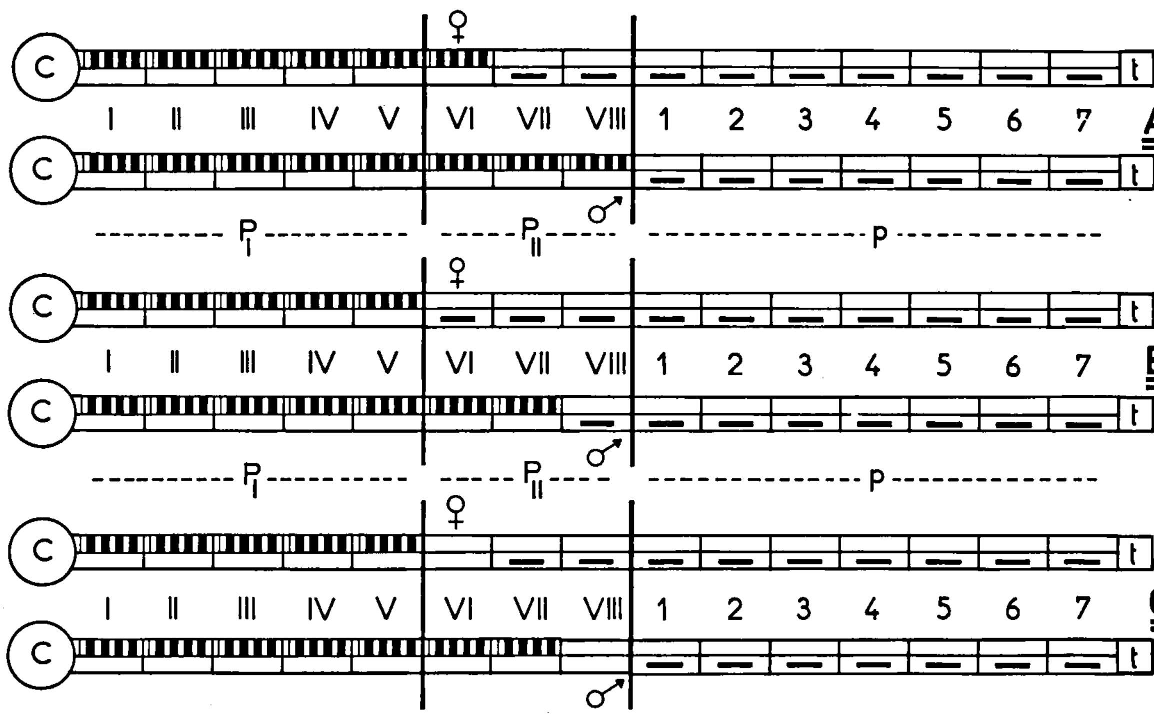


Fig. 9. - Schémas hypothétiques montrant la séparation du péréion et du pléon selon la position des segments génitaux: A - segments génitaux = péréionites; B - segments génitaux = pléonites; C - les segments génitaux n'appartiennent ni au péréion ni au pléon.

C, céphalon; PI, région péréiale typique; PII, région génitale du péréion; p, pléon; t, telson; I-VIII, péréionites primaires du type caridoïde; 1-7, pléonites primaires du type caridoïde.

tivement 7 (pour le pléon on tient compte du nombre qui se trouve chez *Nebalia*) et le fait que le péréionite VI des femelles et le VIIIe des mâles indiquent la limite caudale du péréion, il résulterait: au péréion formé de 6 métamères chez les femelles et de 8 chez les mâles correspond un pléon constitué respectivement par 9 et 7 somites.

Deuxième cas (fig. 9 B). Etant donné que chez les Entomostracés le segment génital fait partie généralement de l'abdomen et en attribuant cette caractéristique aux segments des Malacostracés, chez les femelles on trouvera 5 métamères thoraciques et 10 abdominaux, tandis que chez les mâles il y en aura 7 et respectivement 8.

Troisième cas (fig. 9 C). A ces deux possibilités, l'une de type caridoïde et l'autre rappelant les Entomostracés, on peut en ajouter une troisième: supposons que les segments génitaux ont un caractère neutre par rapport aux deux régions, ne participant pas directement à la constitution de cellesci; dans ce dernier cas le péréion aurait 5 et 7 somites et le pléon 9 et 7 chez les femelles et respectivement chez les mâles.

Les trois modalités hypothétiques par lesquelles se séparent les régions selon le qualificatif donné aux segments génitaux montrent que la différence entre le nombre des somites du péréion et du pléon est plus petite chez les mâles que chez les femelles; dans le troisième cas, lorsque le segment génital est pris pour un métamère qui ne participe pas à la constitution des tagmes, il s'établi une identité numérique, aux 7 somites du péréion correspondant 7 pléonites (fig. 9 C). Cet équilibre numérique entre les éléments qui composent les deux régions chez les mâles, équilibre qui se conserve dans la morphologie actuelle du faciès caridoïde, s'avère un caractère qui se rencontre seulement dans la sous-classe des Malacostraca.

Contrairement aux mâles, le segment génital femelle sépare les régions d'une façon similaire à celle que l'on trouve chez les Entomostracés, entre le péréion et le pléon existant une différence de 3, 5 ou 4 somites (fig. 9 A, B, C). Mais la prédominance numérique des segments abdominaux rappelle seulement les Céphalocarides; chez les Branchiopodes et les Maxillopodes c'est le thorax qui domine la constitution générale. On remarque aussi une ressemblance avec les Céphalocarides lorsque les segments génitaux des deux sexes sont attribués au péréion (fig. 9 A); dans ce cas, la différence numérique entre les métamères du pléon et ceux du péréion chez les femelles — 3 segments — de même que la constitution du péréion chez les mâles — 8 segments — sont des caractéristiques qui se rencontrent chez *Hutchinsoniella*.

Les observations d'ordre théorique que nous venons de présenter conduisent à l'opinion selon laquelle la position des segments génitaux déterminerait une dissemblance frappante entre la séparation des derniers tagmes dans les deux sexes, dissemblance qui prend le caractère d'un déséquilibre structural. Par rapport aux Entomostracés, chez lesquels l'identité de la position du segment génital dans les deux sexes suppose un rôle de jalon dans le processus de tagmosis, chez les Malacostracés nous nous trouvons devant une contradiction morphologique étrange pour le type caridoïde.

Compte tenu du fait que les segments génitaux à position dissemblable ne peuvent pas avoir le même rôle dans le processus de tagmosis de type caridoïde, quel serait alors le facteur qui a conduit à la séparation similaire du péréion et du pléon chez les mâles et chez les femelles?

La réponse à cette question implique les considérations suivantes. Les cas discutés (fig. 9) révèlent que dans n'importe quelle des trois situations, les métamères qui se trouvent du côté antérieur du péréionite VI — segment génital chez les femelles — et ceux situés du côté postérieur du péréionite VIII — segment génital chez les mâles — restent toujours des péréionites, respectivement des pléonites. Donc, si à première vue l'extension différente du péréion et du pléon supposerait une contradiction structurale totale entre les femelles et les mâles, l'on voit maintenant que celle-ci n'engage ni les 5 premiers péréionites, ni le pléon. Quant aux somites qui se trouvent entre ces deux tronçons du corps, ils prennent une signification de tagme différente chez les deux sexes; ce caractère nous mène à grouper les péréionites VI, VII et VIII dans un tronçon à part, le tronçon génital. Cet élément nouveau exige la sous-division du péréion caridoïde en une région individualisée typiquement et en une autre à "structure équivoque". Nous proposons, pour l'ensemble des 5 premiers péréionites la dénomination de région péréiale typique et pour celui des 3 derniers, les noms de région génitale du péréion ou tronçon génital.

En somme, au point de vue théorique, le tronçon génital des Malacostracés est une région à caractère péréial chez les mâles et pléonal chez les

femelles, ou bien une région à caractère péréialo-pléonal lorsqu'il s'agit de sa structuration combinée dans les deux sexes; l'individualisation particulière du tronçon génital tient du déterminisme des segments génitaux en ce qui concerne l'extension des tagmes, segments qui ont une position différente dans les deux sexes.

La discussion théorique sur le déterminisme limitatif des segments génitaux dans le processus de tagmosis paraîtrait inutile dans le cas des Malacostracés. Les lois bien connues de la structuration de type caridoïde se manifestent si clairement chez tous les représentants que n'importe quelle incertitude peut être éliminée a priori. Au premier abord il paraît absurde de discuter sur la séparation différente dans les deux sexes du péréion et du pléon là où le nombre primaire de somites est constant et leurs appendices fortement différenciés indiquent certainement l'appartenance d'un métamère à un tagme. Admettre que dans le cadre du type caridoïde, tenu toujours comme l'exemple idéal du processus de tagmosis dans la classe des Crustacés, il y a des dissemblances structurales au niveau le plus parfait de la constitution, reste une idée dont le caractère paradoxal, il nous le faut reconnaître, est évident. Mais il y a d'autres arguments qui justifient la présente analyse. Sans insister sur la structure non caridoïde des formes hypothétiques réunies sous les dénominations de "Urmalacostraca" ou de "Archimalacostraca", les formes récentes elles-mêmes démontrent que la constitution primaire du faciès caridoïde n'existe plus à présent (voir le faciès caridoïde ou le type ancestral des Malacostracés). Par exemple le processus de la céphalisation (céphalisation surnuméraire, pseudo-céphalisation; Serban, 1972) est significatif en ce qui concerne la valeur relative de la limite primaire entre le céphalon et le péréion. Si les divers groupes de la sous-classe offrent des arguments incontestables quant à l'origine péréiale des maxillipèdes et de leur métamères, ceci n'élimine pas une conclusion importante: toutes ces modifications ont changé continuellement les rapports entre le céphalon et le péréion primaire de telle sorte que la présence actuelle d'un péréion formé de 8 somites est considérée comme une aberration de l'évolution caridoïde (voir les Nébaliacés et les Bathynellacés).

En passant aux processus possibles dans la région caudale du péréion, la position des orifices génitaux en y est un facteur important, car la position du segment génital femelle chez les Malacostraca paraît être une "erreur constitutive". Heureusement que la pléonisation chez *Bathynella* permet une analyse des remaniements de la région caudale du péréion.

Le tronçon génital de Bathynella

Les aspects contradictoires de notre hypothèse sur la pléonisation (Serban, 1972) nous obligent à proposer une nouvelle explication se basant sur le tronçon génital et sur le rôle des segments génitaux dans le processus de tagmosis.

Les sclérites cuticulaires décrits chez *Bathynella* (fig. 1-4) prouvent la présence d'une région péréiale typique (le dessin argyrophile péréial typique), d'une région pléonale (le dessin argyrophile pléonal) et d'une région génitale du péréion (le passage par combinaison et réduction du dessin péréial typique vers celui du pléon); la première est formée de 5 métamères, la deuxième de 5 et la troisième des 3 derniers métamères du péréion. En ce qui concerne les 5 somites du pléon, nous avons montré (Serban, 1972) que le VIe est fusionné avec le telson en formant le pléotelson (fig. 1 B); chez *B. paranatans* il a été possible d'identifier la limite primaire entre les éléments constitutifs du pléotelson.

Les sclérites cuticulaires de la région génitale du péréion (le tronçon génital) individualisent clairement cette région, autant par rapport à la région péréiale typique que par rapport au pléon; précisons également que les sclérites en question ont une morphologie identique dans les deux sexes. Selon l'hypothèse du tronçon génital, le premier trait est dû au déterminisme structurant des segments génitaux, tandis que le deuxième marque une uniformisation des différences morphologiques qu'impliquent leur position différente dans les deux sexes. Il nous reste à voir quels sont les éléments qui permettent d'expliquer ce type de tronçon génital.

Pour comprendre les rapports structuraux entre les péréionites du tronçon génital de *B. paranatans* (fig. 1 A et 2 A), il faut tenir compte en premier lieu du caractère le plus important de la pléonisation, celui de passage par combinaison et réduction entre les sclérites de la région péréiale typique et ceux du pléon. Ce trait montre que les métamères VI et VIII — segment génital chez les femelles et respectivement chez les mâles — ont une structure péréialo-pléonale qui rappelle en égale mesure les modalités présentées dans les figures 9 A et 9 B montrant la sépara-

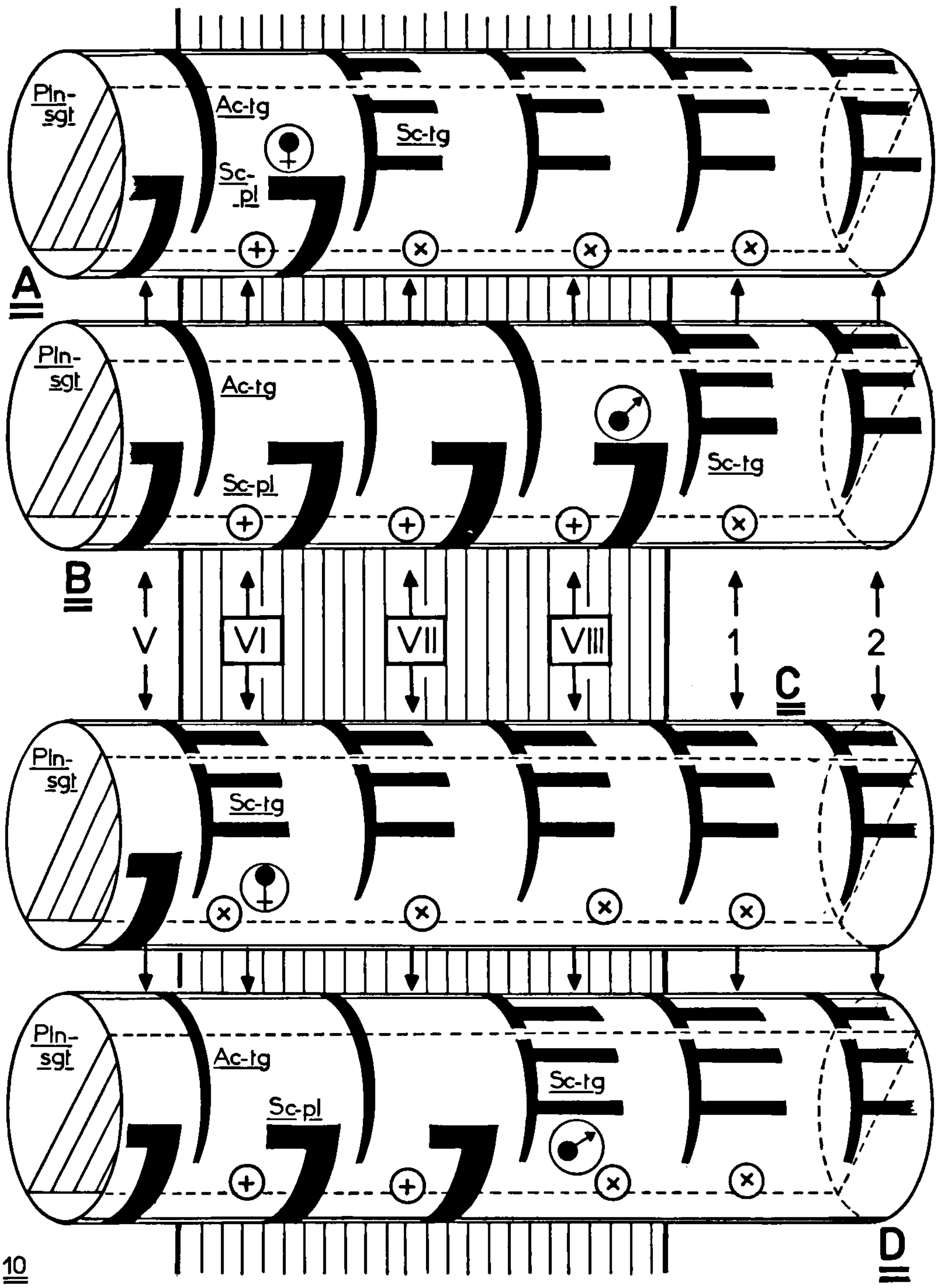


Fig. 10. - *Bathynella* (*Bathynella*) *paranatans* Serban, schémas hypothétiques montrant la structure des métamères péréiaux VI-VIII selon la position des segments génitaux: A et B - segment génitaux = péréionites; C et D - segments génitaux = pléonites.

Ac-tg, arc tergal; Pln-sgt, plan sagittal du corps; Sc-pl, sclérite pleural; V-VIII, péréionites; 1-2 pléonites; + présence d'appendices à structure péréiale; ×, présence d'appendices à structure pléonale.

tion des régions. C'est pour cette raison que la nouvelle hypothèse sur la pléonisation de *Bathynella* combine les deux variantes mentionnées.

En revenant au déterminisme quant aux tagmes des segments génitaux des deux sexes lorsqu'ils appartiennent au péréion (fig. 9 A) ou au pléon (fig. 9 B) (il ne s'agit que due tronçon génital) on peut déduire que:

— lorsque les segments génitaux sont attribués au péréion (fig. 9 A), le métamère VI s'individualise chez les deux sexes comme un péréionite tandis que les deux suivants sont des pléonites chez les femelles et des péréionites chez les mâles; en combinant les deux significations prises par chaque segment, le métamère VI devrait avoir une structure péréiale typique (péréionite + péréionite) et les VIIe et VIIIe l'une de type péréialo-pléonal (péréionite + pléonite);

— lorsque l'on considère les segments génitaux appartenant au pléon (fig. 9 B), on obtiendra le qualificatif de pléonite-péréionite pour les segments VI et VII et celui de pléonite typique pour le métamère VIII;

— de la somme de ces rapports, somme caractérisant la structure de chaque péréionite d'un tronçon génital similaire dans les deux sexes, il résulte:

— le métamère VI devrait avoir une morphologie 3/4 péréiale et 1/4 pléonale, car dans les 4 schémas il prend 3 fois l'attribut de péréionite et une seule fois celui de pléonite;

— le métamère VII aurait une structure moitié péréiale et moitié pléonale en s'individualisant 2 fois en tant que péréionite et 2 fois comme pléonite;

— le métamère VIII aurait une morphologie 3/4 pléonale et 1/4 péréiale, étant donné que dans les schémas en question il est pléonite dans 3 cas et péréionite dans un seul;

— afin de marquer ces combinaisons inégales de traits péréiaux et pléonaux, nous proposons la notation de caractère PÉRÉIALO-pléonal pour le péréionite VI, celle de caractère péréio-pléonal pour le péréionite VII et celle de caractère PLÉONALO-péréial pour le péréionite VIII, les mots imprimés en majuscules soulignent le trait qui domine sans équivoque la combinaison; dans le cas du péréionite VII on a remplacé le mot péréial par péréio- pour établir une différence d'ordre auditif par rapport au caractère PÉRÉIALO-pléonal du métamère VI.

Dans la figure 10 on imagine la structure de la région génitale du péréion de *B. paranatans* correspondant aux schémas A et B de la figure 9. Les métamères représentant des péréionites portent l'arc tergal (Ac-tg) et les sclérites pleuraux (Sc-pl), tandis que ceux qui prennent la signification de pléonites portent les deux sclérites tergaux (Sc-tg) si caractéristiques de la dernière région du corps. Bien que nous ayons marqué la présence des péréiopodes par un +, celle des pléopodes par un × et celles des appendices résultant de la combinaison péréiopodes + pléopodes (fig. 11 et 12) par +?, il est à préciser que ces signes ne désignent que la tendance qui domine le déterminisme des appendices respectifs et non leur existence réelle (le schéma 13 fait exception).

En partant de ces quatre schémas on peut suivre deux voies théoriques pour combiner les divers caractères.

La première voie se trouve représentée dans la figure 11; elle suppose la combinaison des différences structurales entre les deux sexes — dessins A+B d'une part, et dessins C+D d'autre part (fig. 10) — de sorte que l'on obtient la morphologie de la région génitale propre aux deux sexes lorsque les segments génitaux sont considérés appartenant soit au péréion (fig. 11 A) soit au pléon (fig. 11 B). Des schémas hypothéthiques il est à déduire que:

— dans le premier cas (fig. 11 A), le péréionite VI, segment génital chez les femelles, s'individualise comme élément péréial typique, tandis que les deux suivants, à sclérites similaires, ont une structure intermédiaire entre celle de la région péréiale typique et celle du pléon;

— dans le second cas (fig. 11 B), les segments VI et VII présentent un mélange de sclérites et le somite VIII à cuticule de type pléonal.

Les deux possibilités structurales révèlent que l'un des segments génitaux perd sa qualité d'élément qui limite un tagme car il a une structure qui se confond à celle du péréionite VII; de plus, dans la première possibilité le segment VI est "assimilé" complètement par le péréion et dans la seconde c'est le segment VIII qui se "perd" dans la région pléonale. Il est donc clair qu'aucune des deux possibilités, l'une de type caridoïde et l'autre rappelant les segments génitaux des Entomostracés, ne peut conduire à la structure du tronçon génital que nous avons décrit chez *B. paranatans*.

La deuxième voie. Cette fois-ci, il s'agit de réunir les différences entre les figures 10 A et

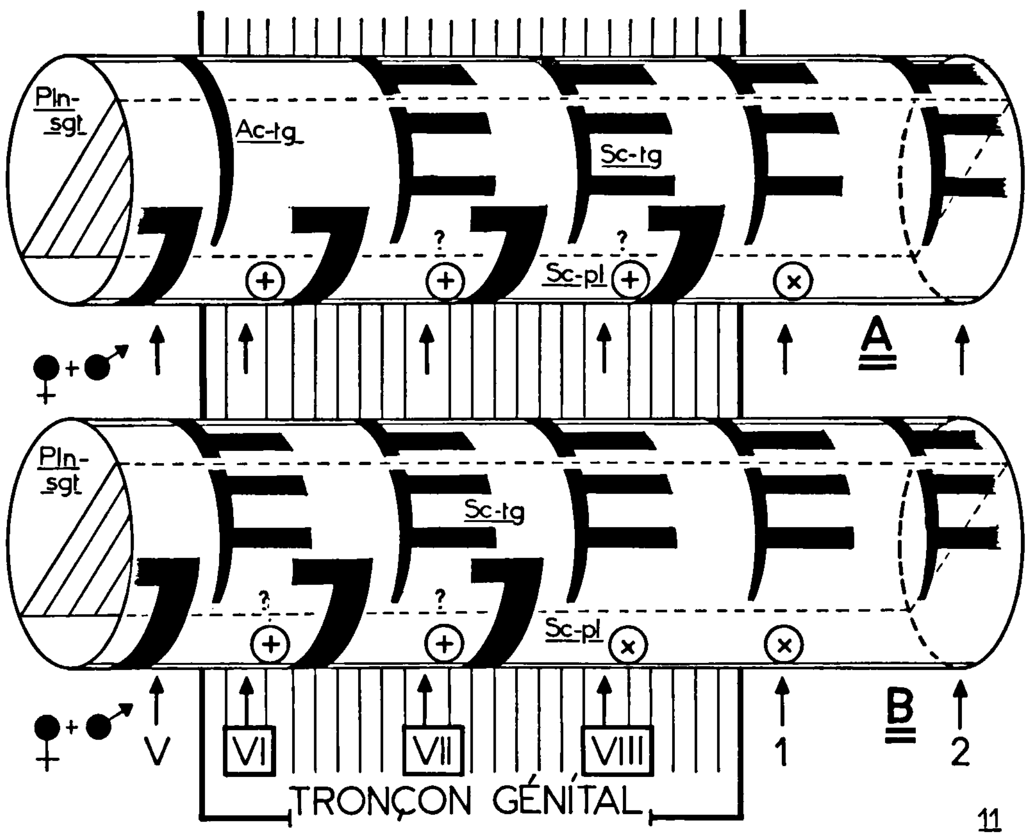


Fig. 11. - *Bathynella* (*Bathynella*) *paranatans* Serban, schémas hypothétiques montrant la structure du tronçon génital après la combinaison des différences morphologiques des variantes A+B et C+D de la figure 10: A - le tronçon génital des deux sexes lorsque les segments génitaux sont des péréionites; B - le tronçon génital des deux sexes lorsque les segments génitaux sont des pléonites.

Ac-tg, arc tergal; Pln-sgt, plan sagittal du corps; Sc-pl, sclérite pleural; Sc-tg, sclérite tergal; V-VIII, péréionites; 1-2, pléonites; +, présence d'appendices à structure péréiale; ×, présence d'appendices à structure pléonale.

10 C, d'une part, et celles entre les figures 10 B et 10 D, d'autre part. Plus précisément, nous désirons combiner séparément les différences structurales chez les femelles (fig. 12 A) et chez les mâles (fig. 12 B), lorsque leur segment génital est attribué soit au péréion, soit au pléon. Les schémas obtenus sont plus proches de la réalité que les précédents. Les segments génitaux femelle et mâle ont une morphologie qui ne peut être confondue avec celle des autres métamères. Ils ont une structure identique dans les deux sexes, structure qui correspond à leur rôle similaire; ce fait est important car un pareil déterminisme morphologique marque, à cette phase même, les limites du futur tronçon génital commun aux deux sexes. Les somites VII et VIII qui succèdent au segment génital femelle ainsi que le VIIe et le VIe qui précèdent le segment génital mâle, ont une morphologie correspondant à leur position par rapport au somite qui porte les orifices génitaux; ce sont des pléonites chez les femelles et des péréionites chez les mâles.

La combinaison de la morphologie caractéristique de chaque métamère, combinaison conduisant au tronçon génital à structure similaire dans les deux sexes, peut être schématisée par les relations ci-dessous:

PÉRÉIONITE VI:
structure péréialo-pléonale (♀)+structure péréiale (♂)=
structure PÉRÉIALO-pléonale (♀ + ♂)

PÉRÉIONITE VII:
structure pléonale (♀)+structure péréiale (♂)=
structure péréio-pléonale (♀ + ♂)

PÉRÉIONITE VIII:
structure pléonale (♀)+structure péréialo-pléonale (♂)=
structure PLÉONALO-péréiale (♀ + ♂)

Analysons ces derniers caractères des péréionites VI, VII et VIII dans le cas réel que l'on rencontre chez *B. paranatans* (fig. 13).

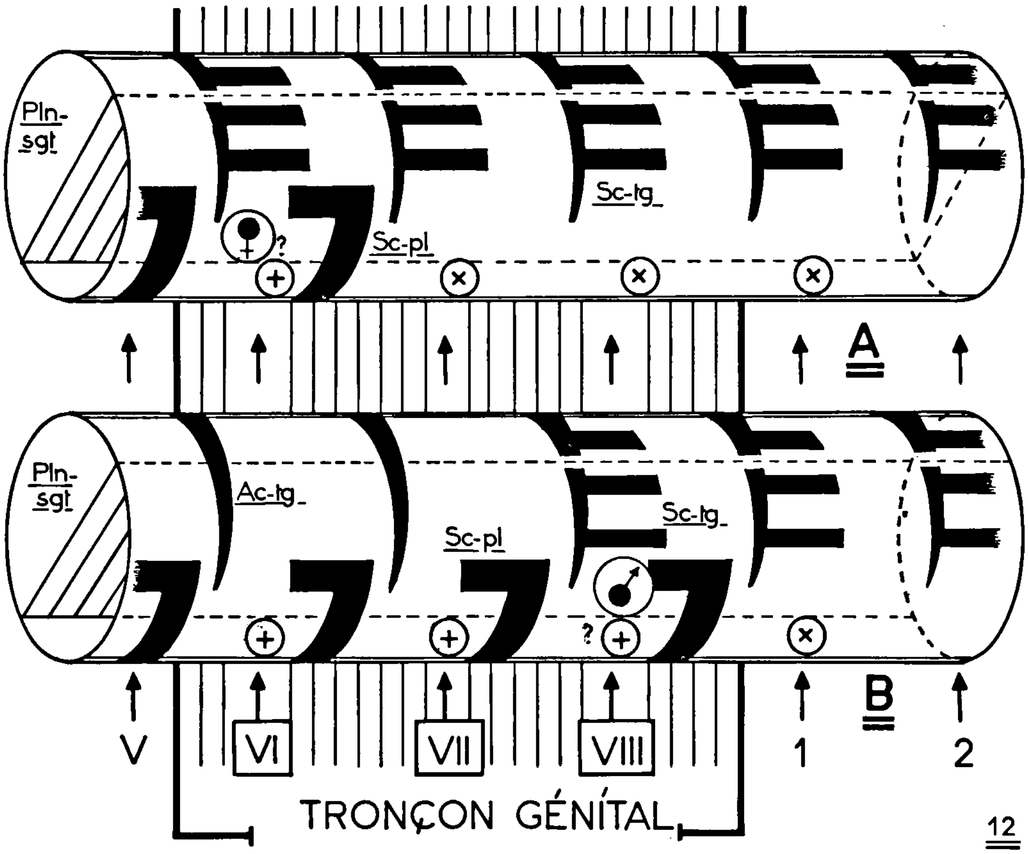


Fig. 12. - *Bathynella* (*Bathynella*) *paranatans* Serban, schémas hypothétiques montrant la structure des métamères péréiaux VI-VIII après la combinaison des différences morphologiques des variantes A+C et B+D de la figure 10: A - femelle; B - mâle.

Ac-tg, arc tergal; Pln-sgt, plan sagittal du corps; Sc-pl, sclérite pleural; Sc-tg, sclérite tergal; V-VIII, péréionites; 1-2 pléonites; +, présence d'appendices à structure péréiale; ×, présence d'appendices à structure pléonale.

Le péréionite VI et son caractère PÉRÉIALO-pléonal (fig. 13). Sur le péréionite VI se trouve l'arc tergal mixte (Ac-tg-mxt), le seul élément qui indique la présence des traits pléonaux; notons que les 4 barres, rappelant la constitution des sclérites du pléon, se développent sur un arc tergal de type péréial ayant une continuité parfaite dans la région dorsale du segment. On voit donc que l'arc tergal mixte représente une formation dont la morphologie implique une combinaison entre l'arc tergal (fig. 12 B) et les sclérites tergaux (fig. 12 A). Les sclérites pleuraux (Sc-pl) et les péréiopodes de type ambulatoire — des caractéristiques rappelant la région péréiale typique — sont bien développés; ils se trouvent aussi dans les deux schémas hypothétiques de la figure 12. En somme, la morphologie générale du péréionite VI est dominée par le trait péréial, correspondant au caractère théorique accordé, celui de métamère dont la structure est trois quarts péréiale et un quart pléonale.

Le péréionite VII et son caractère péréio-pléonal (fig. 13). Les appendices sont similaires à ceux du péréionite VI. En revanche, la présence des sclérites tergaux (Sc-tg) et la forte réduction des sclérites pleuraux (Sc-pl) marquent une pléonisation plus accentuée que celle du somite précédent. Le processus le plus frappant est la forte réduction des sclérites pleuraux, formations qui manquent chez les femelles de l'étape hypothétique de la figure 12 A. Vu que les "vestiges" des sclérites pleuraux représentent des régions cuticulaires sur lesquelles s'insèrent certains faisceaux musculaires des appendices, il ressort que le péréionite VII a atteint une structure limite en ce qui concerne la fonction ambulatoire des péréiopodes; n'importe quelle modification de type pléonal entraîne forcément des remaniements au ni-

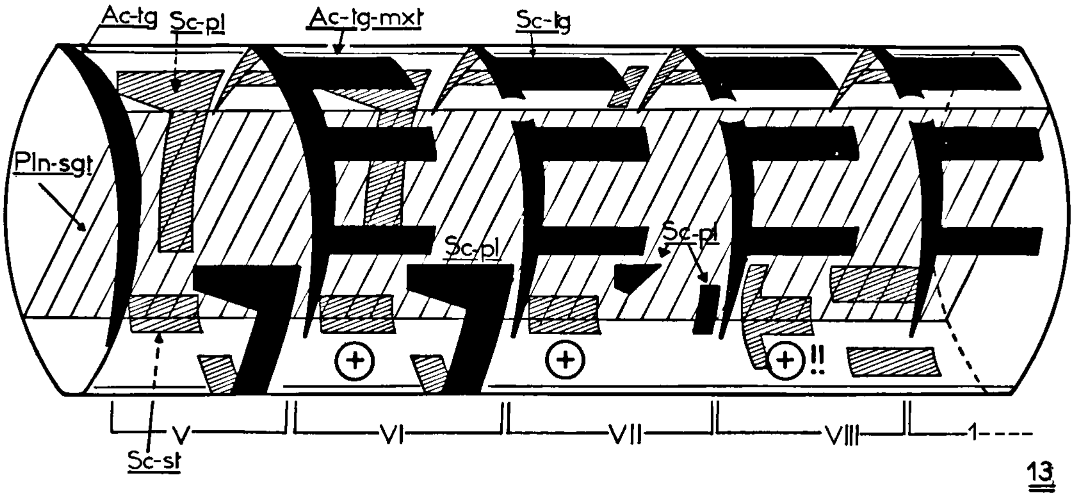


Fig. 13. - *Bathynella* (*Bathynella*) *paranatans* Serban, le passage par combinaison et réduction du dessin péréial typique vers celui du pléon (schémas du cas réel, d'après Serban, 1972).

Ac-tg, arc tergal; Ac-tg-mxt, arc tergal mixte; Pln-sgt, plan sagittal du corps; Sc-pl, sclérite pleural; Sc-st, sclérite sternal; Sc-tg, sclérite tergal; V-VIII, péréionites; 1, pléonite; +, présence des péréiopodes; +!!, présence des péréiopodes à structure inachevée.

veau des extrémités. Par conséquent le péréionite VII, comportant des caractères péréiaux qui sont fortement (péréiopodes de type ambulatoire) ou faiblement (sclérites pleuraux bien réduits) marqués et des traits pléonaux (sclérites tergaux) s'avère un segment ayant une structure péréiale et pléonale en égale mesure.

Le péréionite VIII et son caractère PLÉONALO-péréial (fig. 13). Etant donné la pléonisation du péréionite VII (présence des sclérites tergaux + forte réduction des sclérites pleuraux), le caractère PLÉONALO-péréial du dernier métamère du péréion peut se réaliser seulement par des modifications au niveau des éléments à fonction ambulatoire; c'est pour cette raison que les sclérites pleuraux ont disparu, que les péréiopodes n'arrivent jamais à une structure ambulatoire et que le sclérite sternal du péréionite n'est plus un élément qui participe à l'articulation des appendices. (voir Serban, 1972). Cette morphologie est suggérée assez clairement par les schémas 12 A et 12 B; dans le premier le somite en question a une structure pléonale typique tandis que dans le second, une morphologie intermédiaire entre celle de la région péréiale des 5 premiers péréionites et celle du pléon. En conclusion, le péréionite VIII — de structure trois quarts pléonale et un quart péréiale — perd l'attribut le plus important d'un somite péréial de *Bathynella*, celui de segment qui porte des appendices ambulatoires.

Les considérations que nous venons de présenter soulignent une idée d'ordre général. Le péréionite VII, le seul élément qui, selon notre hypothèse, résulte de la combinaison d'une structure péréiale typique et d'une autre pléonale (fig. 12), s'individualise comme un métamère à morphologie équilibrée en ce qui concerne les deux types de caractères. Il est intéressant de noter qu'à la position centrale du péréionite VII dans la région génitale du péréion et qu'à son caractère neutre par rapport à la fonction génitale s'ajoute une structuration devant être prise comme le pivot de la pléonisation; ce péréionite a une structure plus pléonisée que celle du péréionite VI — segment génital chez les femelles — et moins pléonisée que celle du péréionite VIII, segment génital chez les mâles.

La pléonisation et le développement postembryonnaire.

Lors des premières recherches sur *Bathynella*, nous avons pensé que la pléonisation est un processus d'extension du caractère pléonal dans la région péréiale dû au fait qu'il n'existe pas de séparation nette entre les deux tagmes. A cette opinion s'oppose la nouvelle hypothèse selon laquelle la pléonisation reste un processus caractéristique du tronçon génital, phénomène n'impliquant pas l'absence d'une limite entre le péréion

et le pléon. Nous avons d'ailleurs déjà signalé certaines particularités du développement de *Bathynella* qui plaident en faveur de cette idée.

Les études sur *B. natans* sensu Chappuis de Bâle (Chappuis, 1915; Calman, 1917), ont souligné l'apparition précoce des pléopodes au cours du développement postembryonnaire. Les recherches plus récentes indiquent que la première larve de *B. morimotoi*, à quatre paires de péréiopodes, porte des pléopodes bien développés; P. Bartok (1944) montre que chez *B. chappuisi* sensu Bartok de Roumanie, on trouve, au stade avec deux paires de pattes, des pléopodes monoarticulés qui deviennent biarticulés lorsque la larve possède trois paires de péréiopodes et la quatrième est en cours d'achèvement. Ce développement des pléopodes chez les larves ayant le péréion en bonne mesure apode révèle une accélération inattendue de l'achèvement du pléon, région dont les somites s'individualisent les derniers durant l'ontogénie. Ce phénomène qu'on ne rencontre pas chez la plupart des Malacostracés, prouve que la limite rostrale du pléon se trouve clairement marquée lorsque le péréion n'a pas encore atteint sa dernière étape de développement; il est à rappeler également que le développement complet du pléon se fait presque simultanément à celui de la région péréiale typique, les 5 premières paires de péréiopodes étant achevées peu de temps avant ou peu de temps après les uropodes. Selon la nouvelle hypothèse sur la pléonisation, le développement des trois dernières paires de péréiopodes (développement que nous avons considéré tardif; Serban, 1972), est une particularité obligatoire dans l'ontogénie bathynelloïde; d'une part, il s'agit du fait que l'individualisation des péréiopodes VI et VIII en tant que segment génital doit être en directe liaison avec la maturation des gonades et, d'autre part, il s'agit du déterminisme différent des segments génitaux en ce qui concerne le processus de tagmosis. Dans le premier cas, le développement "tardif" des appendices est une condition essentielle car les orifices génitaux se trouvent sur les coxes des péréiopodes (Serban, 1972); dans le second cas, l'existence d'une région péréiale typique et d'un pléon, tous les deux complètement développés, limite la solution du déterminisme mentionné au niveau du tronçon génital.

En conclusion, l'ontogénie de *Bathynella* rend possible l'achèvement plus rapide des 5 premiers péréionites et du pléon, parties du corps qui, selon notre hypothèse sur la structure dissemblable des tagmes dans les deux sexes, ne soulèvent pas de problèmes quant à leur appartenance indubitable au péréion et respectivement au pléon (fig. 9).

Le cours général du développement de *Bathynella* vient à l'appui des idées les plus importantes dérivant de la nouvelle hypothèse sur la pléonisation du péréion, idées qui ne correspondent pas aux conceptions actuelles sur l'évolution des Malacostracés. Il s'agit notamment du manque de concordance entre notre hypothèse et celle se rapportant au type ancestral des Malacostracés (Siewing, 1963) et selon laquelle l'évolution de la sous-classe est partie d'un type structural possédant toutes les caractéristiques importantes du groupe. Contrairement à ce point de vue, la discussion sur le tronçon génital suggère que l'achèvement du péréion de type caridoïde est un processus graduel dont les traces se retrouvent même chez les formes actuelles; un premier exemple en est *Bathynella* dont le péréion n'a jamais porté des péréiopodes VIII ambulatoires.

Du fait que la pléonisation se trouve sous la dépendance directe des segments génitaux, il est logique de penser qu'elle est intimement liée au processus de la sexualisation. Malheureusement, il nous est impossible d'aborder cet aspect du problème. Nous ne savons pas si la glande androgène, découverte chez plusieurs Malacostracés, existe aussi chez *Bathynella* et si, par conséquent, le déterminisme sexuel se réalise par les mêmes modalités. Nous n'avons pas d'informations sur l'achèvement du tronçon génital chez un grand nombre d'espèces permettant de connaître la succession du développement des derniers appendices qui, selon certaines données, varie d'un cas à l'autre (Jakobi, 1954). Enfin, il nous faut ajouter que nous ne savons encore rien sur le développement des gonades et sur les étapes postembryonnaires qui correspondent à leur maturation. Même si l'on suppose que le déterminisme sexuel dans l'ordre des Bathynellacea est similaire à celui des autres Malacostracés, ce processus ne peut pas être tenu comme l'unique facteur responsable de tous les remaniements du tronçon génital; la morphologie péréialo-pléonale de la cuticule des segments et celle inachevée des péréiopodes VIII dans les deux sexes sont, à notre avis, des caractéristiques déterminées par le processus de tagmosis de type caridoïde qui est "imparfaitement" réalisé chez les Bathynellacea.

CONCLUSIONS

Dans une discussion sur les caractéristiques les plus saillantes de la morphologie des Bathynellacés (Serban, 1972), nous avons souligné les opinions qui suivent:

"En admettant que chez les Bathynellacea les trois sous-divisions naturelles du corps ont une constitution de type caridoïde, il ne faut pas négliger certaines de ses particularités:

La céphalisation des premiers péréionites qui, par son intensité caractérise les divers groupes des Malacostraca, n'a pas agit au cours de l'évolution des Bathynellacea; de ce point de vue les Bathynellacea représentent la seule lignée actuelle de la sous-classe qui a "échappé" à la tendance évolutive la plus importante.

Les sclérites de la cuticule des derniers péréionites, d'une structure spéciale, indiquent le processus que nous avons dénommé pléonisation. La présence simultanée sur le péréionite VIII d'un dessin argyrophile pléonal et d'appendices à morphologie réduite donnent une signification inédite à ce métamère péréialo-pléonal qui ne porte jamais des péréiopodes ambulatoires.

Il se peut que la pléonisation des derniers péréionites soit un trait qui prouve — de même que la conservation d'une séparation primaire entre le céphalon et le péréion — le caractère archaïque des Bathynellacea; la pléonisation laisse supposer que la nette séparation entre le péréion et le pléon a été acquise graduellement au cours de l'évolution de type caridoïde, bien que les deux régions portent des appendices fortement différenciés" (Serban, 1972: 116).

Si l'on compare les trois conclusions ci-dessus avec les résultats issus de la nouvelle hypothèse sur la pléonisation on voit qu'à l'exception de la dernière elles gardent leur validité. Ajoutons-y les idées les plus importantes qui ressortent de la présente étude.

Le nom de pléonisation que nous avons donné aux remaniements morphologiques rencontrés sur les trois derniers péréionites reste valable même dans le cas de la nouvelle hypothèse. Mais, si dans l'étude sur *Bathynella* (Serban, 1972), il nous a été impossible de résoudre la véritable corrélation entre les remaniements des sclérites cuticulaires et ceux des appendices VIII, on peut maintenant préciser que tous les deux sont des manifestations du processus de la pléonisation.

Afin de trouver une explication concernant la morphologie particulière des péréionites VI, VII et VIII et celle des péréiopodes VIII, nous sommes partis de l'idée selon laquelle les segments génitaux (segments portant les orifices génitaux) ont la qualité de marquer la limite d'un tagme. Etant donné que cette condition se réalise presque toujours chez les Entomostracés, il est logique de supposer qu'elle se réalise également chez les Malacostracés. Mais ces deux cas ne sont pas comparables; chez les premiers les segments génitaux ont généralement une position identique dans les deux sexes, tandis que chez les seconds ils sont représentés par le péréionite VI des femelles et par le péréionite VIII des mâles. Au premier abord, il résulte que chez les Malacostracés la limite caudale de la région médiane du corps est marquée chez les mâles par un segment génital et chez les femelles par un péréionite commun et que le segment génital des femelles a "perdu" complètement l'attribut de limiter un tagme (1).

(1) (♀) CPH. + 5 Pt. + *S.G.* + 2 Pt. + PLN. [3])
(♂) CPH. + 7 Pt. + *S.G.* + PLN.

Contrairement à cette supposition, la structure cuticulaire de la paroi chitineuse de *Bathynella* permet d'identifier une sous-division du péréion en deux tronçons — la région péréiale typique et le tronçon génital — dont la délimitation se fait au niveau du péréionite VI (2).

(2) (♀) CPH. + 5 Pt. + *S.G.* + *2 Pt.* + PLN.
(♂) CPH. + 5 Pt. + *2 Pt.* + S.G. + PLN.

Selon la nouvelle hypothèse sur la pléonisation, le péréionite VI — segment génital chez les femelles — conserve, de même que le péréionite VIII — segment génital chez les mâles — la qualité d'élément limitrophe en ce qui concerne l'extension d'un tagme. Mais la réalisation de cette caractéristique conduirait autant chez les femelles que chez les mâles à une dissemblance frappante quant à l'appartenance aux tagmes des derniers péréionites (3).

(3) (♀) CPH. + 5 Pt. + *S.G.* + *2 pléonites* + PLN.
(♂) CPH. + 5 Pt. + *2 Pt.* + *S.G.* + PLN.

Cette morphologie asymétrique est solutionnée par l'individualisation au niveau des péréionites VI, VII et VIII des deux sexes d'une structure intermédiaire entre celle déterminée par le segment génital femelle et le segment génital mâle, donc une structure péréialo-pléonale (4).

(4)
(♀) CPH.+5 Pt.+*3 métamères peréialo-pléonaux*+PLN.
(♂) CPH.+5 Pt.+*3 métamères peréialo-pléonaux*+PLN.

[3]) CPH. = céphalon; PLN. = pléon; Pt. = péréionite; S.G. = segment génital.

Cette modification, qui diffère en intensité sur chacun des trois péréionites (5) correspond aux conditions imposées par le processus de tagmosis de type caridoïde et par le rôle qu'ont les segments génitaux de limiter un tagme car:

— le péréion, pris dans sa totalité, conserve une structure de type caridoïde étant formé de 8 péréionites (4);

— le tronçon génital peut avoir une morphologie similaire dans les deux sexes (5);

— le caractère pléonal des métamères VII et VIII est plus accentué que celui du métamère VI, segment génital chez les femelles (5);

— le caractère péréial des péréiopodes VII et VI est plus prononcé que celui du péréionite VIII, segment génital chez les mâles (5);

— le péréionite VI, de même que le VIIIe, délimite la région séparant le péréion à structure typique par rapport au pléon, c'est-à-dire, le tronçon génital du péréion.

par rapport aux autres péréiopodes les extrémités péréiales VIII des deux sexes sont des appendices néoténiques, ce trait reste en même temps un "défaut primaire du style structural bathynelloïde". Cette caractéristique n'est pas à surprendre. Si l'on rappelle l'absence de la carapace, les endopodites quadriarticulés des péréiopodes, la présence d'un précoxa dans la morphologie du protopodite des péréiopodes ambulatoires, la furca bien développée sur le telson, etc., on voit que l'existence primaire des péréiopodes VIII à structure inachevée s'inscrit logiquement parmi les caractères aberrants du style structural bathynelloïde. Selon nous, ce trait original a conduit à la structuration remarquable des péréiopodes VIII car ils ont été "pris" par l'évolution diversificatrice de l'ordre comme des appendices à morphologie indéterminée quant à la fonction ambulatoire.

Le tronçon génital de *Parabathynella*, région

	(♀) Pt. PÉRÉIALO-pléonal	+	Pt. péréio-pléonal	+	Pt. PLÉONALO-péréial
	↑		↑		↑
(5)	Pt. VI		Pt. VII		Pt. VIII
	↓		↓		↓
	(♂) Pt. PÉRÉIALO-pléonal	+	Pt. péréio-pléonal	+	Pt. PLÉONALO-péréial

En somme, le passage par combinaison et réduction des sclérites du tronçon génital s'avère une variante structurale qui a conduit à l'uniformisation morphologique du tronçon génital dans les deux sexes dont les segments génitaux donnent une signification différente aux trois métamères quant au processus de tagmosis.

Le fort accroissement du trait pléonal dans le passage par combinaison et réduction est dû à l'existence des trois péréionites. Le péréionite VII, segment neutre par rapport à la fonction génitale mais à position centrale dans la région génitale du péréion, est le facteur principal qui accentue la pléonisation. Sa morphologie qui doit avoir un caractère pléonal plus prononcé que celui du péréionite VI détermine nécessairement la forte pléonisation du péréionite VIII; c'est pour cette raison que la morphologie des VIe et VIIIe péréionites n'est plus similaire.

Compte tenu de l'accroissement de la pléonisation sur les péréionites VI, VII et VIII, il ressort que la morphologie particulière des péréiopodes VIII est un caractère inévitable, leur "néoténie" étant l'un des résultats de la pléonisation. Même si

qui nécessite des études plus poussées, montre que le caractère pléonal se manifeste plus fortement que chez *Bathynella*. Il se peut que l'évolution bathynelloïde ait conduit dans plusieurs groupes de l'ordre vers un tronçon génital de plus en plus pléonisé, processus qui éloigne de plus en plus les Bathynellacea des Malacostracés typiques. Cette observation se base non seulement sur la structure des sclérites mais aussi sur celle des péréiopodes VIII femelles dont la morphologie ne dépasse jamais deux articles. Même s'il nous est impossible de solutionner définitivement ce problème il est à supposer que le type de péréiopode biarticulé peut être tenu comme le résultat d'une forte action du processus de la pléonisation au niveau d'un appendice à morphologie inachevée.

La morphologie particulière du tronçon génital des Bathynellacea prouve le caractère archaïque du péréion bathynelloïde par rapport à celui généralisé dans la sous-classe des Malacostraca. Cette idée est soutenue par la morphologie péréialo-pléonale des trois derniers péréionites qui marque la dominance relative du caractère péréial; il est certain que chez les autres Malacostracés

cette situation ne persiste pas. Il convient toutefois de préciser que le tronçon génital de *Bathynella* ne représente pas la variante structurale la plus primitive de cette région, le processus de tagmosis de type caridoïde étant bien avancé dans l'ordre des Bathynellacea. N'oublions pas que la constitution générale des régions du corps est pareille à celle des autres représentants de la sous-classe et que même le développement postembryonnaire révèle une individualisation précoce des tagmes caridoïdes. Si nous avons rejeté l'idée selon laquelle *Bathynella* est un "Syncaride dégénéré" nous ne voulons pas toutefois exagérer le caractère archaïque des Bathynellacés.

Par rapport à la morphologie du péréion généralisée dans la sous-classe des Malacostraca, le péréion de type bathynelloïde prend la signification d'un tagme à structure caridoïde inachevée, la pléonisation éliminant le développement complet des péréiopodes VIII. Cette structuration "imparfaite" explique, selon nous, l'absence de la céphalisation surnuméraire dans l'ordre des Bathynellacea, processus qui domine l'évolution des autres Malacostracés (voir aussi les Syncarides). On peut supposer que l'assimilation des premiers péréionites à la tête est conditionnée par l'individualisation complète du péréion, ce qui n'est pas l'apanage des Bathynellacés. Etant donné que les conditions permettant la céphalisation surnuméraire font défaut, l'évolution bathynelloïde se trouve engagée notamment au niveau du tronçon génital du péréion ou précisément à celui des péréiopodes VIII. Nous avons maintes fois souligné (Serban, 1966, 1966a, 1970, 1971, 1973a) que les péréiopodes VIII mâles sont les meilleurs indicateurs de la diversification de l'ordre.

En rappelant encore une fois que la pléonisation n'est pas un processus dû à l'absence d'une limite entre le péréion et le pléon, nous devons ajouter une autre remarque: la pléonisation, telle qu'elle se rencontre à présent chez *Bathynella*, prend le sens *d'une induction pléonale au niveau du péréion déterminée par l'individualisation du péréionite VI comme segment génital femelle.* Cette induction a conduit dans les deux sexes à la structure particulière de la région caudale du péréion.

Les résultats obtenus exigent d'autres études. Il nous reste à résoudre les autres problèmes intéressant les péréiopodes VIII des deux sexes qui, selon la nouvelle hypothèse sur la pléonisation, n'ont jamais été pourvus d'une structure de type ambulatoire. Si maintenant il est plus facile de comprendre la diversification aberrante de ces appendices, il faut aussi découvrir les autres facteurs qui ont déterminé leur structuration; nous sommes certains qu'il y en a assez.

La nouvelle hypothèse sur la pléonisation, qui est bien loin des conceptions traditionnelles concernant l'évolution des Malacostracés, soutient une opinion importante:

L'étude du style structural bathynelloïde permet de saisir la marche possible de certains processus conduisant à la morphologie caridoïde car la dérivation évolutive des Podophallocarida s'est produite avant que le faciès caridoïde typique se soit achevé. Si l'on part des traits généralisés dans la sous-classe des Malacostraca, il est impossible de juger les caractères primordiaux des Bathynellacea qui, paradoxalement, s'avèrent utiles à la compréhension des caractéristiques les plus saillantes du type caridoïde.

Puisque la présence d'un tronçon génital du péréion devrait être un caractère général des Malacostracés, il sera intéressant de voir de quelle manière il est individualisé dans d'autres ordres de la sous-classe. Est-ce que la réduction prononcée des derniers appendices péréiaux dans l'ordre des Nebaliacea, l'absence des derniers péréiopodes chez les Euphausiacea et les Thermosbaenacea, la morphologie différente des péréiopodes VI-VIII chez les Stomatopoda, la position des mêmes appendices dans l'ordre des Amphipoda ou bien le développement des Stomatopodes comportant des larves ayant les 5 premiers péréiopodes et les pléopodes bien développés tandis que les péréionites VI-VIII restent apodes, ne seraient-ils que des phénomènes dont le déterminisme tient de l'individualisation d'un certain type de tronçon génital?

BIBLIOGRAPHIE

Bartok, P., 1944. A Bathynella chappuisi fejlödés morphológiaja. Acta Sci. Matl.. Nat. Univ. Francisco-Josephina, Kolosvar, **12** : 1—46.

Birstein, J. A. & S. I. Ljovuschkin, 1964. Occurrence of Bathynellacea (Crustacea, Syncarida) in Central Asia. Zool. Zh., **43** (1) : 17—27.

Calman, W. T., 1909. Crustacea. In : E. R. Lankester ed., A treatise on Zoology, VII. Appendiculata, **3** : i—viii, 1—346. (Adam & Charles Black, London).

—, 1917. Notes on the morphology of Bathynella and some allied Crustacea. Q. Jl microsc. Sci., **62** : 489—514.

Chappuis, P. A., 1915. Bathynella natans und ihre Stellung im System. Zool. Jb. (Syst.), **40** : 147—176, Textfig. A—R, Taf. 1—3.

Coineau, N., 1964. Recherches sur la faune des îles méditerranéennes I. Le genre Parabathynella (Crust. Syncar.) en Corse. Vie Milieu, **15** (4) : 993—1005.

Dancau, D. & E. Serban, 1963. Sur une nouvelle Parabathynella de Roumanie, Parabathynella motasi nov. sp. Crustaceana, **5** (4) : 241—250.

Delamare Deboutteville, Cl., 1960. Présence d'un Syncaride d'un genre nouveau dans les eaux interstitielles des lacs de la Patagonie andine et remarques biogéographiques. C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, **251** (8) : 1038—1039.

Delamare Deboutteville, Cl. & P. A. Chappuis, 1954. Les Bathynelles de la France et d'Espagne. Archs Zool. exp. gén., **91** (1) : 51—73.

— & —, 1954. Révision des genres Parabathynella Chappuis et Thermobathynella Capart. Archs Zool. exp. gén., **91** (1) : 83—102.

Delamare Deboutteville, Cl. & Ch. Roland, 1963. Syncarides. Austrobathynella patagonica Delamare. Biol. Am. Aust., **2** : 55—62.

Delamare Deboutteville, Cl. & E. Serban, 1973. A propos du genre Austrobathynella (Malacostraca Bathynellacea). Livre du cinquantenaire de l'Institut de Spéologie "Emile G. Racovitza". Ed. Acad. de la R.S.R., Bucarest (sous presse).

Galhano, M. H., 1967. Sur une nouvelle Parabathynella psammique du Portugal. Publ. Inst. Zool. "Dr. A. Nobre", **98** : 9—18.

Jakobi, H., 1954. Biologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik von Bathynella natans Vejd. Zool. Jb. (Syst.), **83** (1—2) : 1—184.

Karaman, S., 1934. Die Bathynelliden von Skoplje. Mitt. Höhlen u. Karstf. Berlin, **1934** : 26—30.

Miura, Y. & Morimoto, Y., 1953. Larval development of Bathynella morimotoi Ueno. Annotnes zool. jap., **26** (4) : 238—245.

Morimoto, Y., 1963. Occurrence of a giant Parabathynella in South-eastern Kyushu, Japan. Annotnes zool. jap., **36** (3) : 161—165.

—, 1970. Results of the Speleological Survey in South Korea 1966. XXI. Bathynellid Crustaceans (Syncarida) from South Korea. Bull. natn. Sci. Mus. Tokyo, **13** (2) : 149—184.

Noodt, W., 1963. Anaspidacea (Crust. Sync.) in der südlichen Neotropis. Verh. dt. zool. Ges. Wien, **1962** : 568—578.

—, 1965. Natürliches System und Biogeographie der Syncarida (Crustacea Malacostraca). Gewäss. Abwäss., **37/38** (1964) : 77—186.

—, 1971. Die Bathynellacea Chiles. Gewäss. Abwäss., **50/51** : 41—65.

Sanders, H. L., 1963. The Cephalocarida : functional morphology, larval development, comparative external anatomy. Mem. Conn. Acad. Arts Sci., **15** : 1—80.

Schminke, H. K., 1972. Hexabathynella halophila gen. n., sp. n. und die Frage nach der marinen Abkunft der Bathynellacea (Crustacea : Malacostraca). Mar. Biol. Berlin, **15** (3) : 282—287.

Serban, E., 1966. Contribution à l'étude de Bathynella d'Europe; Bathynella natans Vejd. un dilemme à résoudre. Int. J. Speleol., **2** : 115—132.

—, 1966a. Nouvelles contributions à l'étude de Bathynella (Bathynella) natans Vejd. et Bathynella (Antrobathynella) stammeri Jakobi. Int. J. Speleol., **2** : 208—221.

—, 1970. A propos du genre Bathynella Vejdovsky (Crustacea Syncarida). Livre du centenaire Emile G. Racovitza. Ed. Acad. de la R.S.R. Bucarest : 265—273.

—, 1971. Quatre nouvelles Bathynella (Crustacea Syncarida) de Roumanie; de nouveau sur le "Dilemme Bathynella natans Vejd.". Int. J. Speleol., **3** (3+4) : 225—240.

—, 1972. Bathynella (Podophallocarida Bathynellacea). Trav. Inst. Spéol. "Emile Racovitza", **11**: 11—224.

—, 1973. Sur les Bathynellidae (Podophallocarida, Bathynellacea) de l'Italie : Bathynella ruffoi nov. sp. et Bathynella lombardica nov. sp. Memorie Mus. civ. Stor. nat. Verona (sous presse).

—, 1973a. Sur les problèmes de la taxonomie des Bathynellidae (Podophallocarida Bathynellacea). Livre du cinquantenaire de l'Institut de Spéologie "Emile Racovitza". Ed. Acad. de la R.S.R., Bucarest (sous presse).

—, 1973b. Sur les Bathynellidae (Podophallocarida Bathynellacea) de l'Italie : Sardobathynella cottarellii n.g. et n. sp. Fragm. ent. (sous presse).

Serban, E., N. Coineau & Cl. Delamare Deboutteville, 1972. Recherches sur les crustacés souterrains et mésopsammiques. Les Bathynellacés (Malacostraca) des régions méridionales de l'Europe Occidentale. La sous-famille des Gallobathynellinae. Mém. Mus. natn. Hist. Nat. Paris, **75** : 1—107.

Siewing, R., 1959. Syncarida. In : Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 5. [Arthropoda] I. [Crustacea], H. E. Gruner ed., **4** (2) : i—ii, 1—121. (Geest & Portig, Leipzig).

—, 1963. Studies in Malacostracan morphology: Results and problems. In : Phylogeny and evolution of Crustacea, VII + VIII. Special Publ. Mus. comp. Zool. Cambridge (Mass.) : 85—110.

Reçu: le 14 mai 1973